



Consejo Superior de Investigaciones Científicas
Instituto de Investigacións Mariñas



Universidade da Coruña

Patrones de asentamiento y reclutamiento de *Mytilus galloprovincialis* en la Ría de Ares-Betanzos e implicaciones para su cultivo en batea

Laura García Peteiro

TESIS DOCTORAL

2009

Diseño Portada: Verónica García Carballera

Consejo Superior de Investigaciones Científicas
Instituto de Investigaciones Mariñas

MARÍA JOSÉ FERNÁNDEZ REIRIZ, Doctora en Biología

UXÍO LABARTA FERNÁNDEZ, Doctor en Ciencias Biológicas

CERTIFICAN:

Que la presente tesis Doctoral titulada: **Patrones de asentamiento y reclutamiento de *Mytilus galloprovincialis* en la Ría de Ares-Betanzos e implicaciones para su cultivo en batea**, que presenta LAURA GARCÍA PETEIRO, ha sido realizada bajo nuestra dirección en el Grupo de Fisiología, Nutrición y Cultivo de Moluscos Bivalvos del Instituto de Investigaciones Mariñas (I.I.M.-C.S.I.C.), y una vez concluida, autorizamos su presentación ante el tribunal correspondiente, con el visto bueno del tutor, Dr. Juan Freire Botana, profesor titular de la Universidade da Coruña.

Vigo, Junio de 2009

Fdo. Dra. María José Fernández Reiriz

Fdo. Dr. Uxío Labarta Fernández

Fdo. Dr. Juan Freire Botana

Agradecimientos

Los agradecimientos por fin! Desde luego lo mejor de esta sección es que es la última de la tesis, bueno eso y conseguir detenerte media hora a pensar en la gente que ha participado en esta tesis y en mi vida en los últimos años.

En primer lugar me gustaría agradecer al grupo PROINSA, y en especial a Dolores Fernández Vázquez y Juan Fernández Arévalo, su entusiasmo por modernizar el sector mejillonero. Su inversión en ilusión, tiempo y recursos, junto con la implicación de todos sus trabajadores ha permitido que el trabajo que se recoge en esta memoria se haya llevado a cabo.

A mis directores de tesis, Uxío y María José, me gustaría agradecerles su apoyo y confianza en el desarrollo de este proyecto. Lo que he aprendido en estos años se debe en gran parte a sus enseñanzas y orientaciones. Además, para alguien como yo, que tiene siempre millones de dudas, los tiempos siempre se hacen cortos y la voz de la experiencia resulta vital para avanzar.

Esta tesis en realidad, está hecha a medias, bueno a tercios...sin Helena Regueiro y María García todo esto no sería posible. Los muestreos interminables, las miles de post-larvas que contar y medir, todas esas horas con una sonrisa en la cara y con toda la ilusión porque las cosas salgan bien...este trabajo es vuestro también, muchas gracias chiquillas!!

Bueno y no sé si debería seguir dividiendo la tesis en porciones porque no va a quedar nada para mí☺, pero desde luego a Ramón le toca un pedazo grande. Muchos muestreos, un montón de horas de análisis y discusión de datos y también de chistes malos junto con Babarro...gracias a los dos por ser buenos amigos además de buenos compañeros de trabajo, gracias por enseñarme un montón de cosas, aguantar mis neuras, jugar a las canicas, arreglar el mundo y planear la revolución!

Gracias al resto del grupo de bivalvos, Ana, que es la artista del grupo y mi dibujante particular, Bea que nos ayuda a tomar las cosas con calma, Elsi que siempre intenta socializarme, Garrido a quien nunca le falta un momento que

dedicarte, Lourdes siempre dispuesta a echar una mano y como no, gracias también a las últimas incorporaciones del grupo, Rocío, que aporta su visión del otro lado del océano, Alhambra, que transmite toda esa energía, Cris que te contagia el buen humor y al igual que Noelia están siempre dispuestas a dejar lo que tienen entre manos si hace falta, en general gracias a tod@s porque es muy fácil trabajar con vosotr@s y siempre estáis dispuest@s a escuchar mis problemas estén o no relacionados con el mejillón.

Me gustaría también agradecer a Pepe Álvarez-Salgado y a José M. Cabanas, los datos de vientos. A Pepe en especial me gustaría agradecerle que su despacho siempre esté abierto para mis dudas de “analfaburra”...y por todas las veces que se ha sentado conmigo con toda la paciencia, pese a que sé que su tiempo es más que oro. Gracias también a Silvia Piedracoba, por pasarme los datos del caudal de los ríos y por sus clases de oceanografía desde California vía Skype, que paciencia de santa!

Gracias también al resto del personal del IIM, porque siempre he tenido buenas caras y disposición por parte de todo el mundo para arreglar lo que haga falta arreglar. En especial me gustaría agradecer a Herminio el que llegue todas las mañanas con ese buen humor, a Marigel, con quien me encanta pelear sobre qué ciudad es más bonita, Vigo o Coruña (no hay duda Marigel!!), y a Luisa por dejarme echarle una mano con la parte que más me gusta hacer de mi trabajo.

Me gustaría agradecer a Vicente y Lula los juegos de malabares que han tenido que realizar en ocasiones para coordinar su trabajo con el nuestro y proporcionarnos un barco, un patrón, un marinero...o muchos...Gracias a todos los trabajadores de PROINSA, porque a lo largo de estos años todo el personal nos ha acompañado muchas veces en los muestreos y nos han brindado su experiencia sobre el funcionamiento de esta Ría y en especial a Tucho, que se jubiló siendo medio científico del mejillón para volcarse en la biología del calamar (a ver si pican muchos!). Gracias también a los trabajadores de DEMARLOSA, por su paciencia con nosotras, que lo ocupamos todo y

andamos a molestar sin parar, además de librarnos con su manejo del “chimpín”, de muchos viajes del puerto al laboratorio, gracias en especial a Marita por asomarse por el “televisor” para buscarnos todos los días para tomar un café. En el laboratorio gracias a Germán y Tere por estar siempre dispuestos a echar una mano y por echarse unas risas con nosotras mientras estamos de mejillones hasta el último pelo de la cabeza y por supuesto gracias también a Cris, que fue imprescindible durante una buena parte de este proyecto.

En la universidad, tengo que agradecerle a Juan Freire que haya sido mi contacto con el IIM, bueno y más cosas porque todos sabemos que sin la aventura de lo del Prestige, yo no estaría aquí hoy. Es por eso que tengo todavía mucho que agradecer no sólo a Juan, sino a todos los compis que nos dedicamos a colaborar en aquello, en especial a María Boan que allí se ganó el apodo de “cabezas” y a María Pan que además me ha estado echando una mano con la estadística en estos últimos tiempos, a Luis que fue un apoyo fundamental en aquella época y por supuesto a Roberto Bao, por desvivirse e intentar meternos el gusanillo de la ciencia a todos de forma incansable. Gracias a mis compañeros de SEO, en especial a Rubén y Carlota que apostaron un montón por mí y como no, mil gracias a David Bigas por perder ese avión todas las veces.

Gracias a las “Ladies” por conseguir que Vigo también sea mi casa y a mis amigos de Coruña por seguir siendo siempre muy buenos amigos. Y como no gracias a las tías Peteiro por ser una piña, a mis padres por quererme y entenderme siempre, a mi hermana que siempre ha sido uno de los apoyos más grande que he tenido en mi vida y también a mi cuñado que ya es uno más del clan y como no, a mis niños adoptivos Sabela y Xian, para los que está dedicada esta tesis, ya sé que no tiene muchos dibujitos, pero seguro que se me ocurrirá una forma divertida de utilizarla como cuento para dormir!

... through the roof ‘n’ underground... 🎵

Índice

Capítulo 1. Introducción general

1.1. Asentamiento y reclutamiento larvario.....	5
1.2. Cultivo comercial del mejillón en Galicia.....	15
1.3. Área de estudio.....	16
1.4. Hipótesis y Objetivos.....	17

Capítulo 2. Patrones de asentamiento de *Mytilus galloprovincialis* y mecanismos de transporte implicados

2.1. Introducción.....	24
2.2. Material y Métodos.....	26
2.3 Resultados.....	32
2.4. Discusión.....	40

Capítulo 3. Variabilidad ambiental y magnitud del asentamiento de *Mytilus galloprovincialis*

3.1. Introducción.....	52
3.2. Material y Métodos.....	54
3.3. Resultados.....	57
3.4. Discusión.....	71

Capítulo 4. Características del sustrato de asentamiento de *Mytilus galloprovincialis*: edad del biofilm

4.1. Introducción.....	82
4.2. Material y Métodos.....	84
4.3. Resultados.....	85
4.4. Discusión.....	86

Esta tesis se ha realizado bajo la financiación del contrato-proyecto PROINSA-CSIC 20061089 Galicia PGDIT06RMA018E

Capítulo 5. Características del sustrato de asentamiento de *Mytilus galloprovincialis*: Textura y estructura.

5.1. Introducción.....	94
5.2. Material y Métodos.....	95
5.3. Resultados.....	99
5.4. Discusión.....	105

Capítulo 6. Mortalidad post-asentamiento de *Mytilus galloprovincialis*: predación y procesos densodependientes.

6.1. Introducción.....	114
6.2. Material y Métodos.....	115
6.3. Resultados.....	117
6.4. Discusión.....	120

Capítulo 7. Conclusiones generales.....127

Bibliografía.....131

Capítulo 1. Introducción general

1.1. Asentamiento y reclutamiento larvario

El mejillón *Mytilus galloprovincialis*, al igual que la mayoría de organismos bentónicos marinos, presenta un ciclo de vida complejo que incluye un estadio larvario planctónico y un estadio adulto sésil o sedentario. El asentamiento es el proceso que funciona a modo de puente entre estas dos fases vitales, e incluye la toma de contacto de las larvas con el sustrato, su adherencia a él y el proceso de metamorfosis (Connell, 1985). Sin embargo, la incorporación de nuevos individuos a la población bentónica, que se denomina reclutamiento, hace referencia a los individuos asentados que sobreviven un periodo de tiempo arbitrario en el que se supone que la mortalidad post-asentamiento se ha estabilizado (Connell, 1985). La magnitud del reclutamiento, es por tanto una pieza clave en la dinámica poblacional de los organismos bentónicos (Menge, 1992; Eckman, 1996; Connolly & Roughgarden, 1999; Rilov & Schiel, 2006a; Pineda et al., 2009). El reclutamiento de *Mytilus galloprovincialis*, presenta una elevada variabilidad espacial y temporal, la cual se atribuye al elevado número de factores oceanográficos y biológicos que intervienen en él y que pueden dividirse en los siguientes puntos (Figura 1.1.):

- . Magnitud del “pool” de larvas
- . Transporte larvario
- . Procesos implicados durante el asentamiento
- . Mortalidad post-asentamiento

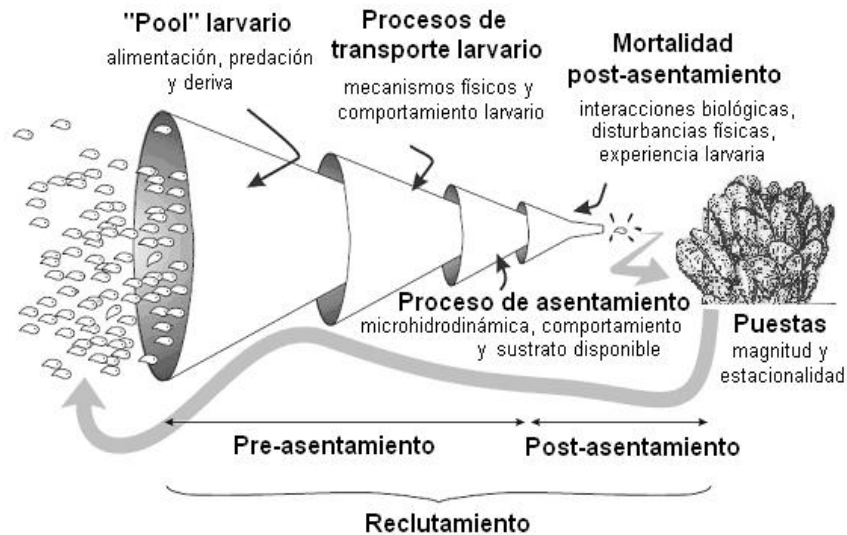


Figura 1.1. Procesos implicados en el reclutamiento de *M. galloprovincialis*. Modificado de Pineda et al. (2009).

El reclutamiento es por tanto un proceso complejo en el sentido de que está determinado por múltiples factores operando e interactuando en varios hábitats y a diversas escalas temporales y espaciales (Connell, 1985; Eckman, 1996; Sponaugle et al., 2002; Pineda et al., 2009).

1.1.1. Magnitud del "pool" de larvas

El tamaño del "pool" de larvas, viene determinado en un primer momento por la condición y tamaño de la población adulta, junto con la periodicidad de la suelta de gametos (puestas) en las que intervienen diversos parámetros endógenos (reservas de nutrientes, ciclos hormonales, genotipo, etc.) y exógenos (temperatura, concentración de alimento, salinidad etc.) (Seed & Suchanek, 1992). En las Rías gallegas se han registrado puestas esporádicas de *M. galloprovincialis* durante todo el año, aunque el máximo periodo reproductivo se extiende desde

inicios de la primavera hasta finales del verano (Villalba, 1995; Cáceres-Martínez & Figueras, 1998a; Suárez et al., 2005). En general, se ha observado que los periodos de puesta de *Mytilus* se restringen a los meses cálidos del año (Villalba, 1995; Cáceres-Martínez & Figueras, 1998a; 1998b; Broitman et al., 2008) y de abundante concentración de alimento (Starr et al., 1990; Seed & Suchanek, 1992).

La fecundación es externa, los huevos fecundados se depositan en el fondo donde continúa su desarrollo dando lugar a una serie de estadios larvarios móviles. El primer estadio larvario es el de “larva trocófora” la cual todavía no ha desarrollado la concha, se desplaza utilizando una corona de cilios y se alimenta de las reservas del huevo. La siguiente fase es la de “larva veliger”. En esta fase se secreta la concha, además cuentan con un sistema digestivo completo y de una estructura llamada velo. El velo es una estructura ciliada en forma de lóbulos que le permite nadar y alimentarse filtrando las partículas en suspensión. La última fase se denomina “pediveliger”, por el desarrollo del pie que le permite alternar el comportamiento natatorio con el reptante y secretar el bisco para adherirse al sustrato. Esta fase es la que se considera competente para fijarse al sustrato y realizar la metamorfosis (De Aguirre, 1975; Lutz & Kennish, 1992).

La duración de la vida larvaria de *M. galloprovincialis* en condiciones naturales se ha estimado para la Ría de Vigo en 30-60 días (De Aguirre, 1975; Cáceres-Martínez, 1994). De todos modos el crecimiento y desarrollo larvario de *Mytilus* es un proceso plástico, en el que la temperatura y la concentración de alimento juegan un papel primordial en la determinación de la duración de la vida planctónica (Bayne, 1965; Widdows, 1991; Lutz & Kennish, 1992; O'Connor et al.,

2007) y en el estado fisiológico de las larvas (Widdows, 1991; Phillips, 2002; 2004). La vida planctónica se ha identificado como una fase del ciclo vital de elevada mortalidad, cuya principal causa es la predación (Roughgarden et al., 1988; Allen & McAllister, 2007; Tapia & Pineda, 2007). Todos los factores que contribuyan a acortar el tiempo de residencia en la columna de agua contribuirán a incrementar la supervivencia larvaria (Widdows, 1991; Lutz & Kennish, 1992; O'Connor et al., 2007) y por tanto regularán el tamaño del “pool” de larvas que será transportado en la columna de agua hasta encontrar un sustrato de asentamiento adecuado (Pineda et al., 2009).

1.1.2. Transporte larvario

Debido a la escasa capacidad natatoria de las larvas de bivalvos ($\leq 0,1 \text{ cms}^{-1}$; Chia et al., 1984) y a una duración de la vida planctónica relativamente larga, durante mucho tiempo se asumió, que las larvas eran transportadas pasivamente grandes distancias por las corrientes oceánicas, conectando de este modo poblaciones bentónicas alejadas (Caley et al., 1996). Estudios más recientes muestran, que los modelos de dispersión que suponen una advección simple de las larvas como partículas inertes, sobreestiman la tasa de intercambio larvario (Cowen et al., 2000; Becker et al., 2007). Asimismo, se ha demostrado la existencia de una serie de mecanismos biofísicos que reducen la dispersión y permiten una elevada retención larvaria cerca de los hábitats natales, lo que se conoce como auto-reclutamiento (Sponaugle et al., 2002). Los principales mecanismos implicados en el auto-reclutamiento suponen un acoplamiento entre el transporte físico y el comportamiento larvario (Wing et al., 1995a; Garland et al., 2002; Poulin et al., 2002; Sponaugle et al., 2002; Queiroga

& Blanton, 2005; Shanks & Brink, 2005; Mace & Morgan, 2006; Marta-Almeida et al., 2006; Narváez et al., 2006; Queiroga et al., 2007).

El acoplamiento entre el comportamiento larvario y los procesos físicos de transporte ha sido ampliamente estudiados en los estuarios, en donde intervienen por lo menos tres procesos físicos: la circulación residual en doble capa, las mareas y la formación de frentes (Kingsford, 1990; Epifanio & Garvine, 2001; Sponaugle et al., 2002; Miller & Shanks, 2004; Knights et al., 2006). La circulación típica en los estuarios parcialmente mezclados, se caracteriza por una salida por superficie del agua dulce de los ríos que se va mezclando a medida que se aleja de la cabecera de la Ría con el agua oceánica que entra por el fondo, lo que se denomina circulación estuárica positiva (Fraga, 1996). Existen diferentes patrones de distribución larvaria en la vertical que permiten limitar la dispersión en estos sistemas, tales como las migraciones circadianas o el mantenimiento de una profundidad preferencial cercana al fondo (Epifanio & Garvine, 2001; Poulin et al., 2002; Almeida & Queiroga, 2003; Queiroga & Blanton, 2005; Shanks & Brink, 2005).

Las mareas provocan movimientos oscilatorios que pueden resultar en procesos dispersivos durante la bajada de la marea y favorecer la retención durante la subida mareal. Las corrientes mareales suelen ser asimétricas en la vertical con flujos más débiles cerca del fondo, de modo que migraciones hacia la superficie durante la subida de la marea y descensos próximos al fondo durante la bajada, favorecen la retención y el transporte neto en la dirección de la subida mareal (Hill, 1991; Cáceres-Martínez & Figueras, 1997; Rawlinson et al., 2005; Knights et al., 2006; Roegner et al., 2007).

Los frentes representan una barrera entre masas de agua que se caracterizan por presentar un importante gradiente horizontal en densidad, el cual, provoca la formación de una zona de convergencia superficial (Kingsford, 1990; Pineda, 1994a). Las larvas que mantengan una distribución preferencial en aguas superficiales y sean capaces de superar el flujo hacia el fondo que se produce en la zona de convergencia, podrán ser concentradas en el frente que actuará a modo de zona de acumulación (Franks, 1992; Shanks et al., 2000; Genin et al., 2005). En la boca de los estuarios se forman habitualmente frentes durante la bajamar, aunque dado que estos pueden disiparse con el cambio de marea su capacidad retentiva es objeto de controversia (Largier, 1993; Grimes & Kingsford, 1996; Epifanio & Garvine, 2001; Sponaugle et al., 2002).

Las Rías gallegas pueden considerarse como estuarios parcialmente mezclados que presentan patrones de circulación análogos a los que se acaban de describir (Fraga, 1996). Sin embargo, Galicia constituye el límite Norte del sistema de afloramiento de la corriente de Canarias, por lo que en las Rías, además de los mecanismos de transporte típicos de los estuarios, habría que incluir el efecto de los procesos de afloramiento-hundimiento (Varela et al., 2005; Relvas et al., 2007). El transporte de la capa superficial (capa de Ekman) describe en las áreas de afloramiento la circulación debida al forzamiento del viento que sopla en la plataforma continental. En el hemisferio Norte y en costas orientadas meridionalmente como la de Galicia, cuando vientos de componente Norte soplan paralelos a la costa, arrastran la capa superficial de agua alejándola de la costa con un ángulo de 45° respecto a la dirección del

viento provocando la elevación o “afloramiento” del agua subsuperficial oceánica. De este modo, durante los episodios de afloramiento se refuerza la circulación estuárica positiva. Cuando el viento sopla del sur, la capa de Ekman es empujada hacia la costa favoreciendo el “hundimiento” de las aguas superficiales, e invirtiendo el patrón de circulación de la Ría. De este modo se produce una entrada de agua superficial procedente de la plataforma en las Rías y por compensación una salida por el fondo, lo que se conoce como circulación estuárica negativa (Wooster et al., 1976; Fraga, 1996). El forzamiento del viento sobre la capa de Ekman afecta principalmente al transporte en la dirección perpendicular a la línea de costa, aunque también contribuye al transporte longitudinal, el cual está fundamentalmente dominado por el flujo geostrófico (McConnaughey et al., 1992).

El mantenimiento de vientos favorables al afloramiento produce la formación de un frente en el lugar de encuentro entre las masas de agua estuárica menos densa y la recién aflorada de mayor densidad, denominado “frente de afloramiento” (Roughgarden et al., 1988). Ese frente no sólo favorece la concentración larvaria, sino que durante los episodios de relajación del afloramiento o hundimiento, se desplazará con el agua superficial hacia la costa, transportando las larvas y alimento retenidos en él (Wing et al., 1995a; 1995b; Farrell et al., 1991; Shanks et al., 2000).

Existen diferentes patrones de migración vertical que permiten aprovechar los mecanismos físicos de transporte en la horizontal para limitar la dispersión larvaria, los cuales son dependientes del hábitat específico y de la especie concreta de estudio (Mann, 1988; Tremblay &

Sinclair, 1990a, 1990b; Raby et al., 1994; Cáceres-Martínez & Figueras, 1997; Dobretsov & Miron, 2001; Garland & Zimmer, 2002a; Sponaugle et al., 2002, Rawlinson et al., 2004; Shanks & Brink, 2005, Knights et al., 2006; Ma et al., 2006), lo que conlleva que existan multitud de estímulos físicos, químicos o biológicos que promuevan dichas migraciones verticales (Metaxas, 2001, Kingsford et al., 2002). Una vez que las larvas han alcanzado el estadio de competencia para el asentamiento y consiguen retornar a la costa, existen otra serie de procesos implicados en la localización de un sustrato adecuado para llevar a cabo este proceso.

1.1.3. Procesos implicados durante el asentamiento

Las principales variables que condicionan el proceso de asentamiento una vez que las larvas son competentes para asentarse y se encuentran de nuevo en la costa son: la disponibilidad de sustratos adecuados, la micro-hidrodinámica del área circundante y el comportamiento larvario a pequeña escala (centímetros a micras) en la selección de dicho sustrato (Pineda et al., 2009).

Algunos estudios han observado que el asentamiento es proporcional a la disponibilidad de sustratos adecuados (Minchinton & Scheibling, 1993), mientras que en otros, se ha documentado un efecto de “intensificación”, es decir, cuanto menor sea el área disponible, mayor es la tasa de asentamiento por unidad de superficie (Pineda & Caswell, 1997). Dicha controversia parece estar relacionada con la hidrodinámica circundante, que condiciona la tasa de encuentro con el sustrato de asentamiento (Pineda & Caswell, 1997).

El régimen hidrodinámico tiene efectos directos e indirectos sobre el asentamiento larvario (Pernet et al., 2003). Se han observado

correlaciones positivas entre la tasa de asentamiento larvario y el grado de turbulencia, así como con la velocidad de la corriente, lo cual ha sido atribuido a un incremento en la tasa de contactos con el sustrato (Eyster & Pechenik, 1987; Hunt & Scheibling, 1996; Crimaldi et al., 2002; Pernet et al., 2003; Alfaro, 2005). Sin embargo, la velocidad de la corriente limita la capacidad de selección activa por parte de las larvas (Pernet et al., 2003). Para larvas de *Mytilus* se ha observado que a velocidades superiores a los $3,9 \text{ cms}^{-1}$, su patrón de asentamiento es similar al de partículas inertes, mientras que a velocidades inferiores a este límite, el patrón de asentamiento está totalmente controlado por el comportamiento larvario (Pernet et al., 2003). Ekman & Duggins, (1998) demostraron que cambios menores a $0,1 \text{ cms}^{-1}$ en la velocidad de natación o de hundimiento de las larvas puede afectar enormemente la tasa de contacto con los sustratos de asentamiento.

Las larvas pediveliger tienen capacidad para testar el hábitat de asentamiento y realizar una selección activa del mismo a micro escalas (centímetros a micras), lo que se ha considerado un mecanismo para maximizar el éxito del desarrollo de la fase sésil (Elkin & Marshall, 2007). La capacidad de selección activa del hábitat, se debe a una serie de estímulos abióticos y bióticos asociados al sustrato que inducen el asentamiento (Hunt & Scheibling, 1996). Dentro de los estímulos bióticos destacan la presencia de poblaciones de la misma especie (Tumanda et al., 1997) o de otras a las que se encuentra asociada (Navarrete & Castilla, 1990; O'Connor et al., 2006; Yang et al., 2007), así como el desarrollo de biofilms (Satuito et al., 1995). Entre los estímulos abióticos destacan las características químicas (Pawlik, 1992; Alfaro et al., 2006) y físicas del sustrato (Harvey & Bourget, 1997).

Además, las post-larvas de *Mytilus* tienen cierta capacidad migratoria que les permite modificar su microdistribución sobre el sustrato una vez asentados, e incluso dispersarse en busca de nuevos sustratos, lo que se denomina asentamiento secundario (Bayne, 1964; Cáceres-Martínez et al., 1994). Los patrones de migración de post-larvas, junto con las elevadas mortalidades post-asentamiento, complican todavía más la evaluación del reclutamiento e incrementan la variabilidad temporal y espacial del mismo.

1.1.4. Mortalidad post-asentamiento

Los invertebrados de ciclos de vida complejos presentan mortalidades post-asentamiento extremas, en las que están implicados diversos factores (Hunt & Scheibling, 1997). El estado fisiológico de las larvas condiciona en gran medida el éxito de la metamorfosis y del desarrollo de los juveniles (Phillips, 2002; 2004). Por otro lado, las restricciones ambientales puntuales o aquellas propias del hábitat de asentamiento tales como la hidrografía, las perturbaciones físicas, la escasez de alimento o unos valores inadecuados de temperatura y/o salinidad pueden provocar estrés fisiológico y por tanto incrementar la mortalidad post-asentamiento (Hunt & Scheibling, 1997; Guichard et al., 2003; Alfaro, 2006).

La predación está considerada como un factor condicionante del reclutamiento de bivalvos tanto en su medio natural como en parques de cultivo (Menge, 1991; Rilov & Schiel, 2006a; Peteiro et al., 2007). Otro de los principales procesos en la regulación del reclutamiento, es derivado de la competencia intra-específica (Hunt & Scheibling, 1997), donde las limitaciones de espacio y alimento provocan mortalidades

denso-dependientes (Connell, 1985; Guiñez, 2005). La importancia de cada uno de estos procesos reside en la magnitud de los mismos y en la variabilidad espacial y temporal que esta mortalidad genera sobre el reclutamiento (Hunt & Scheibling, 1997).

1.2. Cultivo comercial del mejillón en Galicia

En Galicia se desarrolla la mayor producción de mejillón cultivado de Europa y una de las más intensivas del mundo (Labarta, 2004). El cultivo se localiza en el interior de las Rías, las cuales constituyen zonas protegidas donde la interacción entre el afloramiento costero y los patrones de circulación internos favorecen el suministro de un alimento de elevada calidad para el mejillón (Figueiras et al., 2002).

El sistema de cultivo de mejillón en Galicia, se basa en la recolección de juveniles, para su engorde en batea. El suministro de juveniles (“semilla”) se obtiene principalmente del litoral rocoso o mediante la colocación de cuerdas colectoras durante la primavera, suministrando un sustrato artificial para el asentamiento directo de las larvas de mejillón. La semilla recogida del litoral rocoso se “planta” en cuerdas de nylon que se cuelgan de las bateas para su engorde y posterior comercialización. El mejillón recogido en cuerdas colectoras, se mantiene en dichos colectores hasta que obtiene un tamaño similar al de la semilla de roca (1-2 cm). Debido a las elevadas densidades de asentamiento es necesario “partir” las cuerdas colectoras para adecuar la densidad de cultivo de modo que se optimice el crecimiento y se reduzcan las mortalidades por competencia intra-específica. Ese proceso se denomina “Partida” y consiste en el desprendimiento del mejillón de los colectores para

plantarlo a las mismas densidades que la semilla recogida del litoral rocoso (Labarta, 2004).

Las restricciones legales en el número de cuerdas que pueden disponerse en una batea (hasta 600 entre cuerdas de engorde y cuerdas colectoras durante la época de asentamiento), contribuyen a que hasta el momento siga predominando el uso de semilla procedente del intermareal rocoso (66%) frente a la obtenida mediante estructuras colectoras (Pérez-Camacho & Labarta, 2004). Sin embargo, numerosos trabajos recomiendan el uso de semilla procedente de colector, debido a las tasas de crecimiento superiores que presenta dada su adaptación previa al cultivo en batea en condiciones de inmersión permanente (Pérez-Camacho et al., 1995; Labarta et al., 1997; Babarro et al., 2000a; 2000b).

1.3. Área de estudio

La Ría de Ares-Betanzos se encuadra dentro de las Rías centrales de Galicia. Está constituida por cuatro sectores, el sector de la Ría de Ares, el de la Ría de Betanzos, la zona de confluencia y la zona de la boca de la Ría (Sánchez-Mata et al., 1999). El río más caudaloso en esta Ría es el Eume, que junto con el Mandeo constituyen los principales aportes de agua continental y forman los valles fluviales que dieron lugar a las Rías de Ares y Betanzos respectivamente. Se trata de una Ría relativamente pequeña (72 km²) en comparación con las Rías Baixas, que presenta una longitud de 19 km y una anchura máxima de 4,7 km (Fraga, 1996).

En la Ría de Ares-Betanzos se extraen aproximadamente 10.000 Tm anuales de mejillón cultivado en batea (Labarta, 2004). El engorde de mejillón se encuentra concentrado en dos polígonos en la orilla sur de la Ría, Lorbé (107 bateas) y Arnela (40 bateas; Figura 1.2.). Además de las

bateas dedicadas al engorde, se desarrolla industrialmente la recogida de semilla de mejillón en colectores, para lo cuál se emplean principalmente long-lines. Los colectores se disponen en varias localizaciones de la Ría (Lorbé, Arnela, Miranda y Redes), siendo las más explotadas para este fin Miranda y Arnela (Figura 1.2.).

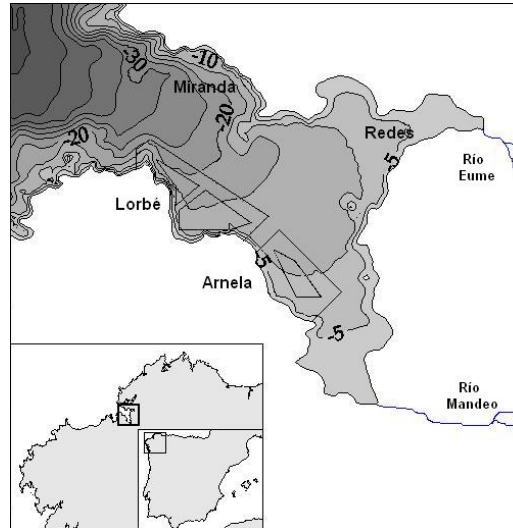


Figura 1.2. Detalle de la Ría de Ares-Betanzos con la localización de los polígonos dedicados al engorde de mejillón en batea y de los emplazamientos dedicados a la recolección de semilla de colector. Modificado de Piedracoba et al. (2008).

1.4. Hipótesis y Objetivos

El cultivo de mejillón en Galicia se sustenta sobre la magnitud del reclutamiento larvario (Pérez-Camacho et al., 1995), de modo que el conocimiento de los principales mecanismos implicados en su regulación resulta vital para un correcto manejo y explotación de este recurso (Navarrete et al., 2005).

Los mecanismos implicados en el reclutamiento pueden dividirse en procesos pre-asentamiento que se desarrollan en la columna de agua y post-asentamiento que se desarrollan sobre el sustrato (Pineda et al., 2009; Figura 1.1.).

En base a lo expuesto a lo largo de esta introducción se plantearon las siguientes hipótesis centradas en nuestra área de estudio:

¿Existe un patrón espacial y temporal estable del asentamiento de *M. galloprovincialis* en la Ría de Ares-Betanzos? ¿En qué medida se encuentran dichos patrones condicionados por los procesos de transporte y por la variabilidad ambiental típica de la Ría? ¿Cómo condicionan las características físicas y biológicas del sustrato de asentamiento la magnitud del mismo? ¿En qué medida dichas características pueden condicionar también el reclutamiento? ¿Cuáles son las principales variables reguladoras de la magnitud del reclutamiento en la Ría de Ares-Betanzos?

El estudio de los patrones de asentamiento es un método indirecto de aproximación de los procesos pre-asentamiento, que permite inferir desde los procesos que regulan la magnitud del “pool” de larvas, a los mecanismos de transporte hacia la costa o aquellos relacionados con la selección del sustrato de asentamiento (Shanks, 1986; Farrell et al., 1991; Roughgarden et al., 1991; Pineda, 1994b; Wing et al., 1995a; 1995b; Vargas et al., 2004; Ladah et al., 2005; Narváez et al., 2006). Así mismo, es necesario conocer la magnitud del asentamiento para poder evaluar la magnitud de los procesos de mortalidad que regulan el reclutamiento (Connell, 1985; Hunt & Scheibling, 1997).

Los datos de asentamiento tienen ciertas limitaciones a la hora de inferir los procesos pre-asentamiento, especialmente por las diferencias

en la integración temporal de ambos procesos (Pineda, 1999; Pineda & López, 2002). De todos modos, el uso de datos de asentamiento presenta una serie de ventajas frente al estudio directo de la abundancia larvaria (Pineda 2000; Narváez, 2006). Por un lado, la identificación a nivel de especie es mucho más sencilla en post-larvas de bivalvos (Fuller & Lutz, 1989; Garland & Zimmer, 2002b) y por otro lado, los datos de asentamiento permiten identificar más fácilmente los procesos más relevantes para el establecimiento de las poblaciones (Narváez et al., 2006).

En base a todo lo expuesto y dada la relevancia del reclutamiento en el cultivo de mejillón, se plantearon los siguientes objetivos, que fueron abordados desde el punto de vista de la optimización de los procesos de captación industrial de semilla de *Mytilus galloprovincialis* en la Ría de Ares-Betanzos:

- Establecer los patrones espaciales y temporales de asentamiento de *M. galloprovincialis*, e inferir a través de este método indirecto los mecanismos pre-asentamiento que regulan este proceso.

- Evaluar el efecto de ciertas características bióticas (biofilm) y abióticas (textura y complejidad de la estructura) del sustrato de asentamiento sobre el proceso de selección del mismo, y

- Evaluar la mortalidad post-asentamiento, prestando especial atención al efecto de la predación y la competencia intra-específica.

Capítulo 2. Patrones de asentamiento de *Mytilus galloprovincialis* y mecanismos de transporte implicados

Resumen

El estudio de los patrones de asentamiento de *Mytilus galloprovincialis* permite inferir una serie de procesos pre-asentamiento que condicionan la magnitud de este proceso y por tanto también la magnitud del reclutamiento. Se monitorizó durante dos años consecutivos el patrón de asentamiento quincenal en una localización de la zona externa de la Ría (Miranda) y en otra de la zona interna (Arnela) a dos profundidades (1 y 6 m) y se relacionaron dichos patrones con una serie de variables que podrían condicionar el transporte larvario en la Ría

El asentamiento presentó un patrón temporal estable durante los dos años de estudio, que se caracterizó por varios pulsos de asentamiento con un descenso progresivo en densidad entre finales de primavera y comienzos del otoño. La sincronía observada en el asentamiento entre las localizaciones de estudio sugiere la existencia de un mecanismo de transporte común de las larvas a nivel de la Ría. Ese mecanismo de transporte parece estar relacionado con el índice de afloramiento ($-Q_{x30}$), ya que en ambas localizaciones se observó una relación positiva con la densidad del asentamiento para retardos de 15 y 30 días. Dado que en nuestras latitudes los ciclos de afloramiento-relajación/hundimiento se producen cada 10-20 días, las relaciones observadas podrían derivarse de la acumulación larvaria en los frentes durante los eventos de afloramiento y el retorno a la costa durante los episodios de relajación/hundimiento. Además, se observaron mayores densidades de asentamiento a 1 m de profundidad en ambas localizaciones, lo que hace suponer una distribución preferencial de las larvas en superficie, lo cual favorece el transporte y acumulación en los frentes de afloramiento. La zona interna de la Ría parece favorecer la retención larvaria, mientras que en la zona externa el forzamiento del viento es más intenso y el transporte transversal al eje principal de la Ría (Q_{y30}) cobra importancia, de modo que la localización de Lorbé, donde se concentran la mayor parte de reproductores y la localización de Miranda, donde se observan las mayores densidades de asentamiento, parecen relacionarse a modo fuente-sumidero.

2.1. Introducción

El ciclo de vida de *Mytilus galloprovincialis* está caracterizado por diferencias entre los ambientes en que adultos y larvas deben sobrevivir y desarrollarse (Pineda et al., 2009). Las larvas forman parte de la columna de agua donde múltiples procesos físicos y biológicos determinan el balance entre la mortalidad, la dispersión y el auto-reclutamiento (Sponaugle et al., 2002). El asentamiento es el puente entre la vida planctónica y la sésil y una pieza clave en la regulación y explotación del mejillón (Navarrete et al., 2005; Porri et al., 2006a). El estudio de los patrones espaciales y temporales del asentamiento es un método indirecto ampliamente utilizado para inferir los procesos pre-asentamiento que los determinan (Pineda, 1994b; Ladah et al., 2005; Narváez et al., 2006; Lagos et al., 2007). El asentamiento presenta una elevada variabilidad temporal y espacial que ha sido atribuida en gran medida a los mecanismos físicos envueltos en el transporte larvario (Queiroga et al., 2007) y en la supervivencia del “pool” de larvas” (O’Connor et al., 2007).

En las Rías gallegas la circulación residual en doble capa permite el desarrollo de diferentes estrategias de retención larvaria (Sponaugle et al., 2002). El aporte de los ríos promueve la circulación estuárica positiva, que se ve intensificada durante los periodos de afloramiento e invertida durante los episodios de relajación/hundimiento (Fraga, 1996). El transporte larvario hacia la costa puede realizarse durante los episodios de afloramiento si las larvas mantienen una profundidad preferencial cercana al fondo o durante los episodios de relajación/hundimiento si se mantienen en la capa más superficial (Poulin et al., 2002; Shanks & Brink, 2005; Queiroga et al., 2007). Estos mecanismos de transporte transversal a la costa pueden acoplarse a los movimientos longitudinales

a la misma (Wing et al., 1995a; 1995b; 1998), los cuales pueden jugar un papel importante en la conexión y mantenimiento de las metapoblaciones (Broitman et al., 2005) y por tanto en el manejo de recursos marinos explotables (Kinlan & Gaines, 2003).

En cuanto a la supervivencia larvaria, existen dos factores clave que la limitan, la predación y la duración de la vida planctónica (Allen & McAllister, 2007; O'Connor et al., 2007; Tapia & Pineda, 2007). La duración de la vida planctónica puede dividirse en dos fases, una obligatoria y otra facultativa. La fase obligatoria incluye el desarrollo larvario hasta el estadio competente para el asentamiento (Elkin & Marshall, 2007). En la duración de la vida larvaria obligatoria, los factores determinantes son la temperatura y la cantidad y calidad del alimento disponible, que regularan el crecimiento y el desarrollo larvario (Bayne, 1965; Widdows, 1991; O'Connor et al., 2007), así como el estado fisiológico de las larvas para sobrevivir al proceso de metamorfosis (Phillips, 2002; 2004). El estadio larvario facultativo puede alargarse incluso meses, hasta que las larvas competentes encuentren un sustrato adecuado para asentarse (Bayne, 1965; Toonen & Tyre, 2007).

Galicia constituye el límite Norte del sistema de afloramiento de la corriente de Canarias. Los vientos costeros en estas latitudes son estacionales. Desde marzo-abril a septiembre-octubre soplan predominantemente del Norte produciendo afloramiento, mientras que el resto del año lo hacen predominantemente del sur produciendo hundimiento (Álvarez-Salgado et al., 1993). El afloramiento costero guarda una estrecha relación con la disponibilidad de alimento, ya que promueve el desarrollo fitoplanctónico al introducir agua oceánica rica en nutrientes en la zona fótica. Dichas condiciones tróficas son adecuadas

para una abundante supervivencia larvaria (Rico-Villa et al., 2009). Además, la protección que ofrecen las Rías junto con la elevada producción primaria derivada del afloramiento, permiten un cultivo comercial intensivo de mejillón en Galicia que la convierte en uno de los principales productores mundiales de este molusco (Figueiras et al., 2002).

El objetivo del presente estudio es conocer los patrones espaciales y temporales del asentamiento de *M. galloprovincialis* en una Ría dedicada a su cultivo comercial (Ría de Ares-Betanzos) y relacionarlos con posibles mecanismos físicos (transporte de Ekman en el eje longitudinal y transversal al eje principal de la Ría y suministro de agua continental) y biológicos (profundidad preferencial del asentamiento) de transporte, así como con la cantidad y calidad del alimento disponible (Clorofila, Materia Particulada Total, Orgánica e Inorgánica) para el desarrollo larvario.

2.2. Material y Métodos

2.2.1. Asentamiento larvario

Desde marzo de 2006 hasta diciembre de 2007, se monitorizó el asentamiento larvario en las dos áreas de la Ría de Ares-Betanzos, dedicadas principalmente a la recolección de semilla de colector en long-lines, Arnela y Miranda (Figura 1.2.). En cada localización se colocaron cada quince días tres cuerdas colectoras recubiertas de tela de yute. Las cuerdas colectoras se mantuvieron en agua de mar filtrada por una malla de 100 μm durante 30 días cambiando el agua cada dos días para permitir el desarrollo de un biofilm adecuado evitando asentamiento larvario previo a su colocación en los long-lines (Porri et al., 2006b). Las cuerdas

permanecieron durante 15 días en el agua hasta su muestreo y sustitución por nuevas colectoras. Los muestreos consistieron en la recogida de tres muestras de una superficie conocida (6x2 cm) de la tela de yute que recubría cada una de las cuerdas a 1 y 6 m de profundidad. Las muestras recogidas se conservaron en alcohol al 70% hasta su procesamiento en laboratorio. El procesamiento de las muestras consistió en el desprendimiento de los individuos asentados en la tela utilizando una dilución de lejía al 20% (Davies, 1974), y un tratamiento en baño de ultrasonidos durante 5 min. A continuación los individuos desprendidos se separaron utilizando un juego de tamices de luz de malla comprendida entre 125 y 355 μm , para facilitar su conteo en la lupa. Se calculó la talla promedio de los individuos retenidos en los tamices de luz de malla inferior y superior a 355 μm midiendo en la lupa la longitud del eje antero-posterior de entre 100 y 150 individuos retenidos en cada tamiz y muestra. Los individuos retenidos por debajo del tamiz de 355 μm presentaron una talla promedio ($370 \pm 12 \mu\text{m}$) que permite considerarlos asentamiento primario, sin embargo, por encima de dicho tamiz, la elevada variabilidad de tallas registradas no permitió distinguir entre asentamiento primario y secundario (Cáceres-Martínez & Figueras, 1998b), por lo que se decidió considerar únicamente los individuos retenidos por debajo de dicho tamiz. En base a los conteos se calculó la densidad de asentamiento expresada en individuos por cm^2 (indiv.cm^{-2}) para cada muestreo. También se calculó la densidad total acumulada como la suma de los muestreos anuales.

2.2.2. Condiciones ambientales

Se recogieron semanalmente, por medio de una bomba sumergible, 3 muestras de agua a 1 y 6 m de profundidad en cada localización para la

determinación del contenido en clorofila y del contenido de materia particulada en suspensión. La materia particulada total (MPT), así como la fracción orgánica (MPO) e inorgánica (MPI) de la misma se determinaron gravimétricamente en filtros Whatman GF/C de 25 mm previamente calcinados (450°C durante 4h) y pesados. Después de filtrar por triplicado 1l del agua muestreada, se eliminaron las sales mediante un lavado con 100ml de solución isotónica de formiato amónico 0,5M. A continuación los filtros se secaron a 110°C durante 24 h y se pesaron para determinar la MPT. Tras calentar los filtros durante 4h a 450°C y pesarlos de nuevo, se determinó la fracción inorgánica, así como la fracción orgánica por diferencia respecto al total.

La determinación de la clorofila se llevó a cabo por espectrofotometría. Se filtró por triplicado 1l del agua muestreada en filtros Whatman GF/F de 25 mm. Los filtros fueron congelados a -20°C para promover la rotura celular y mejorar la extracción de la clorofila. La extracción se realizó durante 12 h mediante la adición de 5ml de acetona al 90%. Transcurrido este periodo se centrifugó a 4500 rpm y 10°C durante 10 minutos para separar el extracto de clorofila de los restos del filtro. La cuantificación se llevó a cabo utilizando la ecuación:

$$\text{Chl-a} = (11,85 (E_{664} - E_{750}) - 1,54 (E_{647} - E_{750}) - 0,08 (E_{630} - E_{750}) v) / V$$

Donde Chl-a es la cantidad de clorofila a ($\mu\text{g l}^{-1}$), E_{750} , E_{664} , E_{647} y E_{630} las absorbancias a 750, 664, 647 y 630 nm respectivamente, v el volumen de acetona empleada en la extracción (ml) y V el volumen de agua filtrado (ml).

El aporte de agua continental a la Ría de Ares-Betanzos está condicionado principalmente por las descargas de los ríos Eume y Mandeo. A través de la ley de Horton (Strahler, 1963) se extrapoló el

caudal diario (Q_R ; m^3s^{-1}) correspondiente al área de drenaje en la boca del río Mandeo ($456,97 \text{ Km}^2$) a partir del caudal en la estación de Irixoa ($248,21 \text{ Km}^2$), el cuál fue suministrado por el organismo autónomo Augas de Galicia. En el río Eume, existe una presa que controla el 80% del aporte de agua continental de este río. Los volúmenes diarios de la presa fueron suministrados por la empresa encargada de su gestión, ENDESA S.A. En cuanto al área de drenaje no controlada por dicha presa ($94,04 \text{ Km}^2$), el flujo diario se extrapoló de nuevo, a través de los datos del caudal en la estación de Irixoa, aplicando la ley de Horton.

El transporte de Ekman (Q_E ; $\text{m}^3\text{s}^{-1}\text{km}^{-1}$), se calculó descomponiéndolo en sus componentes Norte (Q_y) y Este ($-Q_x$), que permiten estudiar los forzamientos del viento sobre la circulación longitudinal y transversal a la costa. La componente Este ($-Q_x$) es denominada también índice de afloramiento, dado que es la componente que describe el desplazamiento de la capa de Ekman hacia mar abierto (cuando predominan los vientos de componente Norte) o hacia la costa (cuando predominan los vientos de componente Sur) y que por consiguiente determina el afloramiento o hundimiento de la capa subsuperficial oceánica (Wooster et al., 1976). El volumen de agua desplazada transversal ($-Q_x$) y longitudinalmente a la costa (Q_y) por el forzamiento del viento se estimó a partir de la velocidad y dirección del mismo según el método de Bakun (1973) adaptado por Lavin (1991):

$$-Q_x = -\frac{\rho_A \cdot C_D \cdot |V| \cdot V_y}{\rho_W \cdot f} \quad Q_y = \frac{\rho_A \cdot C_D \cdot |V| \cdot V_x}{\rho_W \cdot f}$$

Donde ρ_A es la densidad del aire ($1,22 \text{ kg m}^{-3}$ a 15°C), C_D es un coeficiente adimensional empírico que modula el efecto del arrastre del viento sobre una capa superficial de agua ($1,4 \times 10^{-3}$), f es el parámetro de Coriolis ($9,946 \times 10^{-5} \text{ s}^{-1}$ a latitud 43°), ρ_W es la densidad del agua de mar ($\sim 1025 \text{ kg m}^{-3}$), $|V|$ es el módulo de la velocidad del viento y V_x y V_y son las componentes Este-Oeste y Norte-Sur de la velocidad del mismo. Dada la orientación de la Ría de Ares-Betanzos, la componente $-Q_x$ se roto -30° desde el Este y la Q_y -30° desde el Norte, para obtener los valores del transporte longitudinal ($-Q_{x30}$) y transversal (Q_{y30}) al eje mayor de la Ría:

$$-Q_{x30} = -Q_x \cdot \cos(-30^\circ) - Q_y \cdot \sin(-30^\circ) \quad Q_{y30} = Q_y \cdot \cos(-30^\circ) - Q_x \cdot \sin(-30^\circ)$$

Valores positivos de $-Q_{x30}$ indican afloramiento y valores negativos hundimiento, mientras que valores positivos y negativos de Q_{y30} indican desplazamientos de la capa superficial hacia el NE y el SO respectivamente. La velocidad y dirección del viento en $43^\circ\text{N } 11^\circ\text{W}$, se estimaron a partir de los mapas sinópticos de presión atmosférica al nivel del mar producidos cada 6 horas por el Instituto Nacional de Meteorología (INM).

2.2.3. Tratamiento de datos

Los valores de abundancia de individuos asentados fueron transformados mediante $\log(x+1)$ para alcanzar homogeneidad de varianzas antes del procesamiento de los datos.

Se realizó un ANOVA factorial para medidas repetidas con el fin de evaluar el efecto de los factores localización, profundidad y tiempo sobre

la magnitud de asentamiento. Dado que el test de esfericidad de Mauchley mostró problemas de homogeneidad de varianzas, se utilizó la corrección de Greenhouse-Geisser para la evaluación del efecto de los factores de estudio y sus interacciones.

Para cada una de las posiciones de muestreo se construyeron las series temporales correspondientes a la densidad de asentamiento (indiv.cm^2) promediando los valores de densidad de las tres cuerdas muestreadas en cada posición y muestreo. Los datos ambientales (semanales y diarios) se promediaron para adecuarlos a la frecuencia de los muestreos de asentamiento (quincenales).

Se estudió el patrón de autocorrelación de las variables de estudio mediante autocorrelogramas. Se realizaron correlaciones cruzadas para identificar relaciones entre las variables de estudio (r_{xy}), así como posibles retardos temporales (j) entre las mismas. Las relaciones entre las variables ambientales, así como la evaluación de la sincronía del asentamiento entre las posiciones de muestreo se estudió para un desfase comprendido entre ± 3 muestreos, lo que supondría un retardo de 45 días en las relaciones entre variables. Las correlaciones cruzadas entre las series de densidad de asentamiento y las variables ambientales (forzamientos del viento, aporte de los ríos, y características del seston) se evaluaron para un retardo comprendido entre 0 y -3 muestreos de las variables ambientales, correspondientes a los 45 días previos al asentamiento. Dada la elevada estructura de autocorrelación de las series temporales, la significación de las correlaciones cruzadas se evaluó en base a los intervalos de confianza al 95% calculados sobre los grados de libertad “efectivos” (N^* ; Pyper & Peterman., 1998), estimados según la fórmula:

$$\frac{1}{N^*} = \frac{1}{N} + \frac{2}{N} \sum_{j=1}^{\infty} \frac{(N-j)}{N} \rho_{xx}(j) \cdot \rho_{yy}(j)$$

donde N es el tamaño de la serie temporal y $\rho_{xx}(j)$, $\rho_{yy}(j)$ son los coeficientes de autocorrelación de la variable X e Y para el retardo j. Para el tratamiento de los datos se ha utilizado el paquete estadístico Statistica 6.0.

2.3. Resultados

2.3.1. Parámetros ambientales

Las variables ambientales presentaron un marcado carácter estacional (Figura 2.1. y 2.2.). Ambas componentes del transporte de Ekman se mostraron positivamente correlacionadas entre sí ($r=0,695$ a lag 0). En la Figura 2.1 podemos observar como en los meses comprendidos entre marzo-abril y septiembre-octubre predominó el afloramiento ($-Q_{x30} > 0$) y el transporte hacia el NE ($Q_y > 0$), mientras que en el intervalo octubre-noviembre a febrero-marzo el patrón se invirtió predominando el hundimiento y el transporte hacia el SO.

El aporte de agua continental, presentó sus valores máximos durante la época de predominio del hundimiento (Figura 2.1.), por lo que se detectaron correlaciones negativas entre el transporte de Ekman y el caudal de los ríos Eume ($r=-0,552$ y $r=-0,575$ a lag 0 para $-Q_{x30}$ y Q_{y30} respectivamente) y Mandeo ($r=-0,542$ y $r=-0,584$ a lag 0 para $-Q_{x30}$ y Q_{y30} respectivamente).

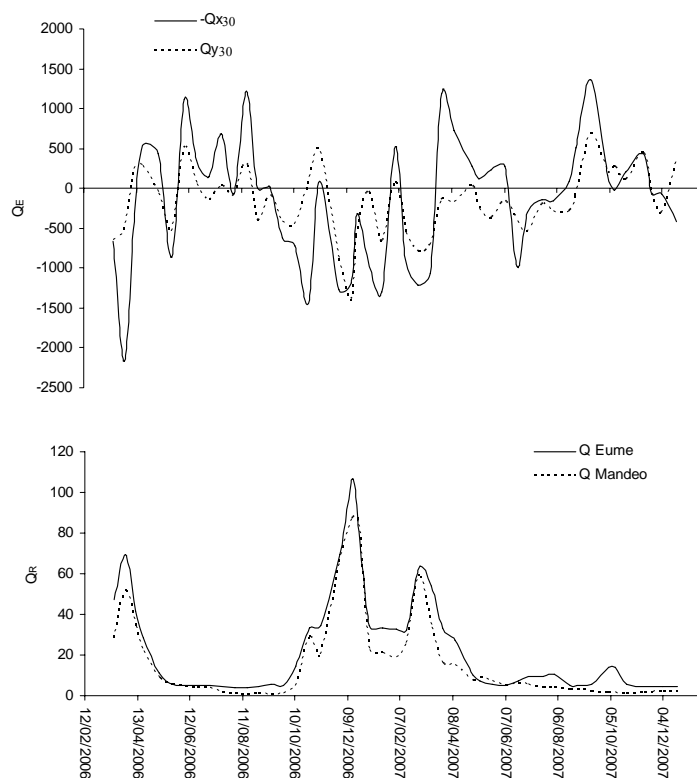


Figura 2.1. Evolución a lo largo del periodo de estudio del (A) transporte de Ekman (Q_E ; $\text{m}^3\text{s}^{-1}\text{km}^{-1}$) en la componentes transversal (Q_{y30}) y longitudinal ($-Q_{x30}$) al eje mayor de la Ría y (B) del aporte de agua continental (Q_R ; m^3s^{-1}) por los ríos Eume y Mandeo.

En cuanto al contenido en clorofila (Figura 2.2.), este presentó un patrón temporal típico de latitudes templadas, mostrando valores mínimos de concentración en invierno, máximos en primavera y otoño, e intermedios durante el verano. El contenido en clorofila mostró correlaciones positivas con el índice de afloramiento ($-Q_{x30}$) a retardo nulo en ambas localizaciones ($r \geq 0,367$ lag 0), indicando acoplamiento entre la proliferación del fitoplancton y el aporte de nutrientes por parte del agua aflorada. De todos modos en la localización de Arnela, se observaron coeficientes de correlación más elevados para retardos de 15

días que a retardo nulo ($r \geq 0,462$ y $r \geq 0,511$ para lag 0 y -1 respectivamente).

Relaciones del mismo signo y magnitud se observaron entre el contenido en clorofila y la componente transversal del transporte de Ekman (Q_{y30}) en ambas localizaciones ($r \geq 0,359$ a lag 0, -1 y -2). De nuevo en Arnela, los mayores coeficientes de correlación se correspondieron con un retardo de 15 días ($r=0,359$, $r=0,511$ y $r=0,442$ para lag 0, -1 y -2 respectivamente en la posición de Arnela 1m) mientras que en Miranda la máxima correlación se observó a desfase nulo ($r=0,395$, $r=0,346$ y $r=0,362$ para lag 0, -1 y -2 respectivamente en la posición de Miranda 1m). Asimismo, la clorofila mostró una correlación positiva con el contenido en orgánico a lag 0 en todas las posiciones de muestreo excepto en la de Arnela a 6m.

El contenido en clorofila en ambas localizaciones, mostró una relación negativa tanto con el caudal del río Eume como con el del Mandeo ($r \geq -0,452$ y $r \geq -0,422$ a lag 0 para los ríos Mandeo y Eume respectivamente). El total de materia particulada, así como su fracción inorgánica presentaron sin embargo, una relación positiva con el caudal de los ríos ($r \geq 0,463$ a lag 0).

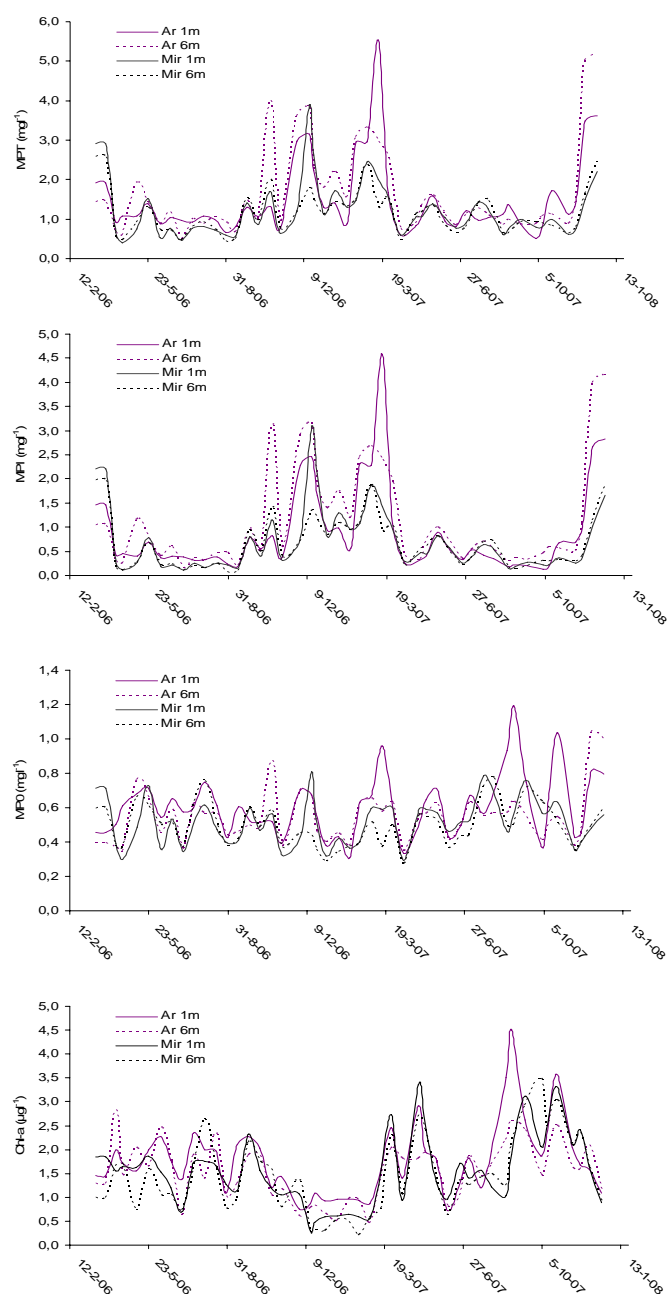


Figura 2.2. Evolución durante los años 2006 y 2007 del contenido en (A) materia particulada total (MPT), (B) materia particulada inorgánica (MPI), (C) materia particulada orgánica (MPO) y (D) clorofila (Chl-a), en las localizaciones de Arnela y Miranda a 1 y 6 metros de profundidad.

2.3.2. Densidad de asentamiento

El asentamiento larvario de *M. galloprovincialis* en la Ría de Ares-Betanzos presentó una elevada sincronía entre las localizaciones y profundidades de estudio ($r \geq 0,923$ a lag 0 en todos los casos).

Además se observó un patrón estacional estable (Figura 2.3.). En los dos años de estudio, se registró el pico de asentamiento de mayor magnitud en primavera, a finales del mes de abril. A comienzos de verano, se observó un nuevo pico de asentamiento de menor magnitud que se mantuvo hasta finales del mes de agosto. Por último se registró un nuevo pulso de asentamiento otoñal de menor magnitud y duración que los anteriores, mientras que durante el invierno los registros de asentamiento fueron considerados residuales (<1 indiv.cm⁻² entre diciembre y abril).

La Tabla 2.1. muestra los valores de asentamiento acumulado en cada una de las posiciones de muestreo durante los años 2006 y 2007.

Tabla 2.1. Media y desviación típica del asentamiento acumulado (indiv.cm⁻²) a lo largo de los años 2006 y 2007 en cada una de las localizaciones y profundidades de estudio

	Arnela 1m	Arnela 6m	Miranda 1m	Miranda 6m
2006	298,87±25,34	205,87±9,73	398,72±28,26	262,87±31,31
2007	197,04±11,09	123,23±14,68	348,47±31,63	203,62±31,63

En cuanto a los valores mensuales de asentamiento en Arnela y Miranda durante los años 2006 y 2007, el ANOVA de medidas repetidas mostró un efecto significativo de los factores localización, profundidad y tiempo (Tabla 2.2.; Figura 2.3.), aunque sólo las interacciones en las que

interviene el factor tiempo resultaron significativas, debido al marcado carácter estacional de este proceso (Tabla 2.2.; Figura 2.3.). La densidad de asentamiento presentó en general una mayor magnitud en la localización de Miranda, aunque la interacción significativa con el factor tiempo pone de manifiesto que este patrón no fue constante a lo largo del periodo de estudio (Tabla 2.2.; Figura 2.3.). Del mismo modo el asentamiento predominó en superficie en ambas localizaciones aunque de nuevo la interacción significativa con el tiempo indica que esta tendencia no se mantuvo durante todo el periodo (Tabla 2.2.; Figura 2.3.).

Tabla 2.2. ANOVA de medidas repetidas evaluando el efecto sobre la densidad de asentamiento (indiv.cm^{-2}) de los factores localización (Loc.; Arnela y Miranda), profundidad (Prof.; 1 y 6 m) y tiempo (T; 47 muestreos), durante los años 2006 y 2007.

<i>Densidad de asentamiento (indiv.cm^{-2})</i>				
Factor	g.l.	S.C.	F	p
Loc	1	1,23	479,81	<0,001
Prof	1	1,77	3024,4	<0,001
T	46	194,41	960,7	<0,001
Loc * Prof	1	0,03	2,1	0,219
T * Loc	46	5,17	25,5	<0,001
T * Prof	46	3,65	17,4	<0,001

En la Figura 2.3. se muestran conjuntamente las series temporales correspondientes al transporte de Ekman, y a la densidad de asentamiento en Arnela y Miranda durante los años 2006 y 2007. La densidad de asentamiento presentó relaciones positivas con el índice de afloramiento

($-Q_{x30}$) en ambas localizaciones, aunque con retardos diferentes entre Arnela y Miranda (Tabla 2.3.). En Arnela la respuesta del asentamiento a $-Q_{x30}$ presentó un retardo de entre 15 y 30 días (lag -1 y -2). En Miranda sin embargo, se observó una respuesta inmediata del asentamiento al índice de afloramiento ($r=0,391$ a lag 0), aunque el coeficiente de correlación de Pearson presentó valores más elevados para los retardos de entre 15 y 30 días (lag -1 y -2). En cuanto al transporte transversal al eje principal de la Ría (Q_{y30}), sólo se observó un efecto significativo sobre la densidad de asentamiento en la localización de Miranda a 1 m de profundidad y con retardos de entre 15 y 30 días (Tabla 2.3.).

En cuanto a las relaciones de la abundancia del alimento sobre la magnitud del asentamiento, no se observaron relaciones significativas entre la densidad de asentamiento y el contenido en clorofila o la fracción orgánica del material particulado (Tabla 2.3.). Sin embargo, se observaron relaciones negativas con el contenido total de materia particulada, así como con su fracción inorgánica (Tabla 2.3.). Así mismo, la densidad de asentamiento en ambas localizaciones mostró relaciones negativas con el aporte de agua continental por parte de los ríos Eume y Mandeo (Tabla 2.3.).

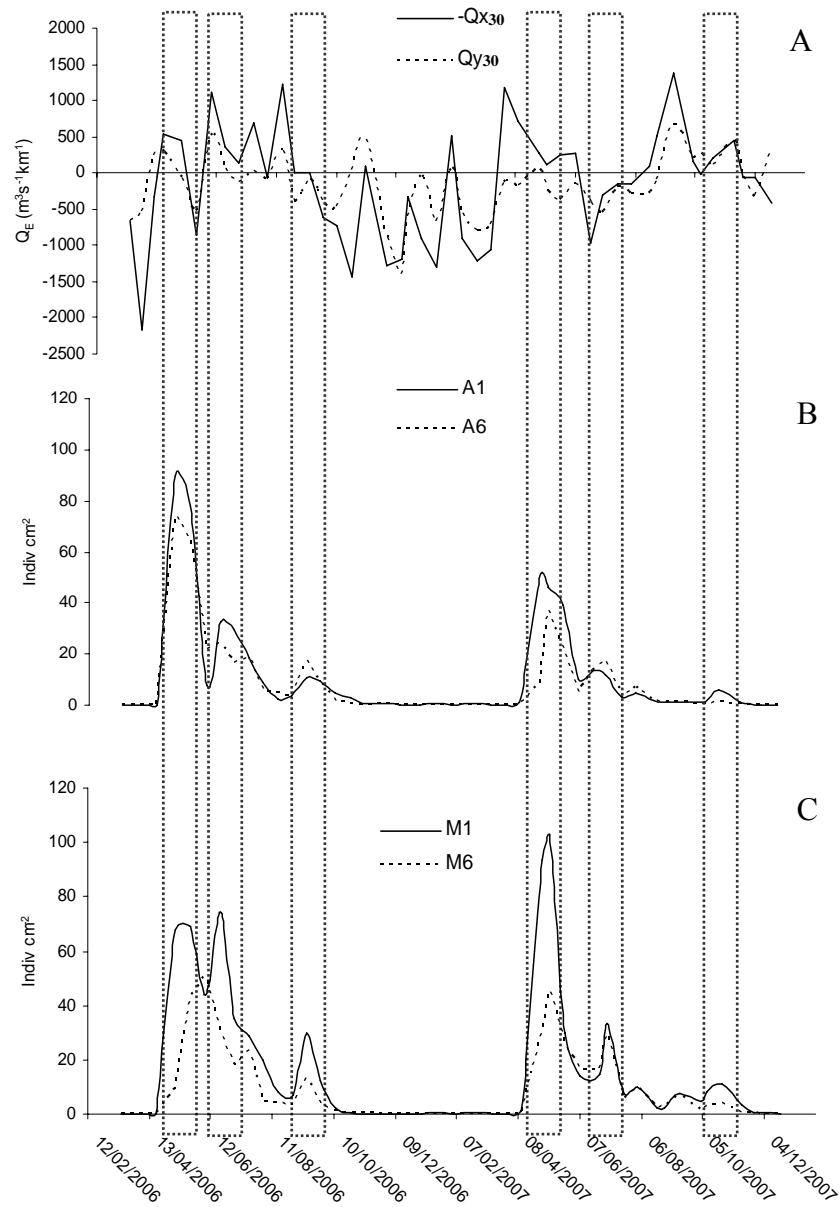


Figura 2.3. Evolución a lo largo del periodo de estudio del (A) transporte de Ekman (Q_E ; $m^3 s^{-1} km^{-1}$) en la componentes transversal (Q_{y30}) y longitudinal ($-Q_{x30}$) al eje mayor de la Ría y (B) de la abundancia de asentamiento ($indiv.cm^{-2}$) en las localizaciones de Arnela a 1 y 6m (A1 y A6) y (C) Miranda a 1 y 6m (M1 y M6) durante los años 2006 y 2007. Las líneas de puntos delimitan los picos de asentamiento y el transporte de Ekman durante dichos eventos.

Tabla 2.3. Coeficientes de correlación significativos entre las series de densidad de asentamiento en las localizaciones de estudio (Arnela y Miranda a 1 y 6 m de profundidad; A1, A6, M1 y M6) y las variables ambientales bajo seguimiento en 2006 y 2007. Entre paréntesis se detalla el retardo correspondiente para cada correlación.

	$-Q_{x30}$	Q_{y30}	Q_{Eume}	Q_{Mandao}	Chl-a	MPT	MPO	MPI
A1	n.s. (0)		-0,664(0)	-0,569(0)		-0,463(0)		-0,525(0)
	0,505 (-1)	n.s.	-0,648(-1)	-0,593(-1)	n.s.	-0,511(-1)	n.s.	-0,621(-1)
	0,532(-2)		n.s. (-2)	n.s. (-2)		n.s. (-2)		-0,546(-2)
A6	n.s. (0)		-0,617(0)	-0,521(0)		-0,437(0)		-0,515(0)
	0,442 (-1)	n.s.	-0,580(-1)	n.s. (-1)	n.s.	-0,488(-1)	n.s.	-0,569(-1)
	0,448(-2)		n.s. (-2)	n.s. (-2)		n.s. (-2)		-0,506(-2)
M1	0,391(0)	n.s. (0)	-0,722(0)	-0,641(0)		-0,495(0)		-0,575(0)
	0,554(-1)	0,370(-1)	-0,691(-1)	-0,637(-1)	n.s.	-0,609(-1)	n.s.	-0,655(-1)
	0,625 (-2)	0,408(-2)	-0,540(-2)	n.s. (-2)		-0,554(-2)		-0,588(-2)
M6	0,370(0)		-0,699(0)	-0,615(0)		-0,447(0)		-0,557(0)
	0,449(-1)	n.s.	-0,653(-1)	-0,573(-1)	n.s.	-0,507(-1)	n.s.	-0,587(-1)
	0,585(-2)		n.s. (-2)	n.s. (-2)		-0,491(-2)		-0,555(-2)

2.4. Discusión

Los procesos de asentamiento presentan una elevada variabilidad debido al gran número de factores que intervienen a diferente escala temporal y espacial en el número de larvas competentes presentes en un determinado momento y lugar (Pineda, 2000, Ladah et al., 2005, Hendriks et al., 2006; Porri et al., 2006a). En nuestra área de estudio, sin embargo, durante los dos años de seguimiento se observó un patrón temporal de asentamiento estable y sincrónico entre ambas localizaciones, registrándose tres picos con un descenso progresivo en densidad (primavera, verano y otoño; Figura 2.3.). Dichos picos podrían estar relacionados con episodios de puesta sucesivos. Estudios previos en la Ría de Ares-Betanzos describen una única puesta bien adentrado el verano (Villalba, 1995), sin embargo, el patrón temporal del asentamiento observado en el presente trabajo se corresponde mejor con

el descrito para el ciclo reproductivo en las Rías del sur de Galicia donde se han observado dos periodos de puesta en primavera separados en torno a 15-30 días y la posibilidad de una nueva puesta otoñal si las condiciones ambientales resultan favorables para la regeneración gonadal (Villalba, 1995). En general, existe consenso sobre que en nuestras latitudes puede haber emisiones de gametos y fertilización durante todo el año, aunque su mayor abundancia se concentra entre principios de primavera y verano (Snodden & Roberts, 1997; Cáceres-Martínez, 1998a; 1998b; Suárez et al., 2005). Sin embargo, los pulsos de asentamiento simultáneos entre localizaciones suelen relacionarse con el transporte de “agregados” de larvas hacia la costa (Pineda, 1994b; Lagos et al., 2007), ya que el relacionarlo con la sincronía de las puestas, supone una serie de asunciones críticas sobre la conectividad entre larvas y la circulación costera que pasa por asumir que no existe dispersión durante todo el desarrollo larvario de los organismos (Pineda, 2000).

Dada la escasa capacidad natatoria de las larvas de bivalvos, su desplazamiento neto en la horizontal es esencialmente derivado de la interacción entre los procesos físicos de transporte y su orientación vertical en la columna de agua (Roughgarden et al., 1988; Poulin et al., 2002; Shanks & Brink, 2005; Ma et al., 2006; Queiroga et al., 2007). En el presente estudio se observó un asentamiento preferencial en ambas localizaciones a 1m de profundidad (Tabla 2.2.; Figura 2.3.), lo que sugiere una distribución preferencial de las larvas en superficie. Existe cierta controversia en el patrón de distribución vertical de bivalvos, aceptándose que dicha distribución es dependiente del estadio del desarrollo larvario (Gallager et al., 1996; Dobretsov & Miron, 2001) y específica para cada especie (Garland & Zimmer, 2002a; Shanks & Brink,

2005) guardando relación con el hábitat que ocuparán una vez asentados (Grosberg, 1982; Baker & Mann, 2003). En cuanto al genero *Mytilus* aunque diversos trabajos muestran mayor concentración de larvas y abundancia del asentamiento en superficie (Cáceres-Martínez & Figueras, 1997; Curiel Ramirez & Cáceres-Martínez, 1999; Dobretsov & Miron, 2001) otros encuentran mayores densidades en el fondo (Alfaro & Jeffs, 2002) o incluso una distribución uniforme en la columna de agua (McQuaid & Phillips, 2000; Knights et al., 2006). La variabilidad observada en los diferentes estudios podría guardar relación con la tendencia de las larvas meroplanctónicas a agregarse en torno a discontinuidades físicas y biológicas en la columna de agua, las cuales están relacionadas con las características hidrodinámicas de la misma (Metaxas, 2001). El asentamiento preferencial en superficie podría deberse a una agregación en torno a zonas de mayor concentración de alimento, tal como se ha observado en otros estudios (Raby et al., 1994; Sameoto & Metaxas, 2008). Aunque en el presente trabajo no se registraron relaciones significativas entre la densidad de asentamiento y la concentración de clorofila u orgánico (Tabla 2.3.), el contenido en materia particulada total, así como su fracción inorgánica presentaron una relación inversa con la densidad de asentamiento (Tabla 2.3.). Dicha relación podría deberse a un efecto negativo de la baja calidad del alimento sobre el desarrollo larvario, tal como se ha observado en el desarrollo de otros bivalvos (Hofmann et al., 2004). Además, el contenido en materia particulada covaría con el caudal de los ríos, el cual guarda a su vez una relación inversa con el contenido en clorofila y el índice de afloramiento. En definitiva, una distribución preferencial en superficie, además de favorecer la disponibilidad de alimento de calidad

(Raby et al., 1994), podría favorecer la acumulación de larvas en los frentes durante los episodios de afloramiento y su posterior retorno a la costa durante los eventos de relajación/hundimiento (Mann, 1988; Shanks et al., 2000; Genin et al., 2005).

La elevada sincronía detectada en el asentamiento entre las localizaciones de estudio, puede interpretarse como un indicador de la existencia de un mecanismo común de transporte hacia la costa a nivel Ría (Pineda, 1994b; Ladah et al., 2005; Lagos et al., 2007). Se observó una correlación positiva entre la densidad de asentamiento y el índice de afloramiento, tanto en la localización más externa de la Ría (Miranda) como en la más interna (Arnela). Aunque los retardos a los que estas dos variables están correlacionadas con mayor magnitud varían entre localizaciones, éste parece ser el mecanismo de transporte común. Numerosos estudios relacionan los pulsos de asentamiento con episodios de relajación del afloramiento y el consiguiente desplazamiento hacia la costa de los organismos concentrados en los frentes durante los episodios de afloramiento intenso (Farrel et al., 1991; Shanks, 2000; Almeida & Queiroga, 2003; Queiroga et al., 2007). Además, la época de asentamiento de *M. galloprovincialis* en la Ría de Ares-Betanzos, coincide con la estación del año favorable al afloramiento, la cual consiste en una sucesión de ciclos de viento intenso y relajación que acontecen cada 10-20 días (Alvarez-Salgado et al., 1993). En nuestro estudio, aunque los picos de asentamiento parecen coincidir con episodios de relajación (Figura 2.3.), los análisis de correlación mostraron un efecto positivo del índice de afloramiento sobre el asentamiento. Sin embargo, las máximas correlaciones en ambas localizaciones se corresponden con retardos de 15 y 30 días, lo que

podría guardar relación con la característica sucesión de episodios de viento intenso y relajación que componen la estación de afloramiento en nuestras latitudes. En cuanto a la componente transversal del transporte de Ekman (Q_{y30}), sólo presentó un efecto significativo sobre la densidad de asentamiento en la localización de Miranda con retardos de 15 y 30 días. Aunque ambas componentes del transporte de Ekman se encuentran positivamente relacionadas entre sí a lag 0, la componente transversal parece ejercer un papel más relevante para el asentamiento en Miranda.

Los retardos a los que se encuentran relacionados el asentamiento y el transporte de Ekman en Miranda, parecen indicar que la zona externa de la Ría se encuentra más influenciada por los forzamientos del viento que la zona interna (Arnela). En este sentido, estudios preliminares sobre la circulación en la Ría de Ares-Betanzos (Piedracoba et al., 2008) señalan que la corriente residual en las localizaciones más externas de la Ría (Miranda y Lorbé) presenta una correlación mayor ($r=0,6$) y una respuesta más rápida (menos de 6 horas) a los forzamiento del viento que la localización de Arnela ($r=0,3$ con una respuesta a más de 48 horas). Las correlaciones observadas entre ambas componentes del transporte de Ekman y el contenido en clorofila concuerdan con dicho patrón, presentando una respuesta más rápida al forzamiento del viento en la localización de Miranda que en la de Arnela.

Las diferencias observadas en la magnitud del asentamiento entre localizaciones podrían estar relacionadas con diferencias locales en el suministro de larvas debidas a los patrones específicos de circulación. Además de las diferencias descritas respecto al forzamiento del viento en cada localización, Piedracoba et al. (2008) observaron un desacoplamiento de la corriente residual en la zona interna de la Ría

(Arnela y Redes) respecto a la externa (Miranda y Lorbé) durante el verano, registrándose además circulación en sentido opuesto entre las localizaciones de Arnela y Redes. Dicho patrón de circulación residual, podría favorecer la retención de las larvas en la zona interna de la Ría. Las características topográficas locales y la orientación de la costa, junto con un efecto reducido del viento sobre la circulación residual, pueden promover patrones de circulación que incrementan el tiempo de residencia en determinadas zonas favoreciendo la retención de larvas meroplanctónicas (Graham & Largier, 1997; Wing et al., 1998; Roegner, 2000; Tapia & Pineda, 2007; Jessopp & McAllen, 2008).

De todos modos, para comprender el patrón espacial del asentamiento hay que tener en cuenta la estructura de la población adulta. La Ría de Ares-Betanzos debe considerarse como una metapoblación, cuya dinámica se encuentra antropogénicamente alterada. Los reproductores se encuentran concentrados en la cara sur de la Ría (107 bateas en Lorbé y 40 en Arnela) y su abundancia no está condicionada por el éxito del reclutamiento, sino que se mantiene estable año tras año para mantener la producción comercial. La zona de Miranda, pese a no concentrar reproductores, es el área donde se registran las mayores densidades de asentamiento (Tabla 2.1. y 2.2.), patrón recurrente tal y como corroboran estudios previos (Peteiro et al., 2007). El hecho de registrar mayores densidades de asentamiento en las zonas más externas de las Rías o estuarios es un patrón común en diversos estudios, que ha sido atribuido a la circulación estuárica positiva (Fuentes & Molares, 1994; Cáceres-Martínez & Figueras, 1998a; 1998b), que se verá potenciada durante los episodios de afloramiento (Fraga, 1996) o a la mayor proximidad de los

frentes en las localizaciones más externas que propicien un mayor aporte larvario (Ma, 2005).

Aunque la circulación residual en la zona interna de la Ría parece favorecer la retención larvaria, no es un área cerrada, de modo que debe existir cierto intercambio con la zona más externa, lo que podría contribuir a las mayores densidades de asentamiento registradas en la localización de Miranda. La rápida respuesta del asentamiento al índice de afloramiento en la localización de Miranda podría sugerir una mayor proximidad del frente de afloramiento a esta localización, no sólo en los episodios de relajación/hundimiento sino también durante los pulsos de afloramiento.

Además, la correlación existente entre la densidad de asentamiento en Miranda y la intensidad del transporte de Ekman en el eje transversal de la Ría parece indicar que el grueso de larvas asentadas en Miranda proviene de la zona de Lorbé, donde se concentran la mayoría de reproductores. El transporte en dirección NE ($Q_y > 0$) contribuye al flujo geostrofico en esa dirección, lo cual podría explicar las bajas densidades de asentamiento observadas en la localización de Lorbé en estudios previos (PROINSA, 2005) y relacionar las localizaciones de Lorbé y Miranda a modo fuente-sumidero. Diversos estudios coinciden en atribuir las diferencias en la magnitud del asentamiento entre localizaciones cercanas, a diferencias en el suministro larvario ligadas al transporte en el sentido longitudinal a la línea de costa (Wing et al., 1995a; 1995b; Shanks et al., 2000; Peliz et al., 2007).

En definitiva, la interacción entre el forzamiento del viento y la topografía costera condicionan en gran medida la distribución larvaria en el interior de los estuarios y contribuyen a la heterogeneidad espacial del

asentamiento (Guichard & Bourget, 1998; Archambault & Bourget, 1999; Xie & Eggleston, 1999; Shanks et al., 2003; Von der Meden et al., 2008). La circulación residual en Arnela parece favorecer la retención larvaria en la zona más interna de la Ría, de modo que la magnitud del asentamiento en esta localización se verá más influenciada por la capacidad reproductiva de los individuos que la ocupan y las condiciones ambientales que condicionen la supervivencia larvaria y el asentamiento, que por la dispersión larvaria. Los procesos de transporte larvario de retorno a la costa cobran importancia en la zona externa de la Ría, donde el forzamiento de los vientos limita la capacidad de retención larvaria y el transporte transversal al eje mayor de la Ría parece regular la magnitud del asentamiento, así como la estructura de la metapoblación.

**Capítulo 3. Variabilidad ambiental y magnitud del
asentamiento de *Mytilus galloprovincialis*.**

Resumen

El estudio de las fuentes de variabilidad ambiental que regulan la magnitud del asentamiento de *Mytilus galloprovincialis*, resulta vital para el desarrollo de estrategias de manejo y explotación adecuadas sobre este recurso. Para ello en el presente trabajo se monitorizó quincenalmente el asentamiento larvario en cuatro localizaciones (Arnela, Miranda, Lorbé y Redes) y a dos profundidades (1 y 6 m) durante el año 2007, junto con una serie de variables ambientales con las que se ajustó un modelo de regresión sobre la magnitud del asentamiento.

Según el modelo elaborado, la magnitud del asentamiento presenta una relación lineal con el pH, que es un indicador de producción neta del sistema y relaciones no lineales con la estratificación térmica y el índice de afloramiento.

El índice de afloramiento muestra un óptimo sobre la abundancia del asentamiento para valores de transporte en torno a $300 \text{ m}^3\text{s}^{-1}\text{km}^{-1}$ que se corresponden con los valores medios de la época de afloramiento en las Rías gallegas. La intermitencia de los pulsos de afloramiento-relajación/hundimiento parecen jugar un papel clave en el éxito del asentamiento larvario, propiciando la retención y el retorno de las larvas y favoreciendo las proliferaciones fitoplanctónicas. La relación lineal observada entre el pH y la densidad de asentamiento, hace referencia a la importancia de la disponibilidad de alimento sobre la duración de la vida planctónica y en el estado fisiológico de las larvas para sobrevivir a la metamorfosis.

La estratificación térmica, delimita la extensión del periodo de asentamiento y es la variable que mostró un mayor efecto sobre la magnitud del asentamiento. Esta variable podría actuar como señal delimitando la duración de la vida planctónica de *Mytilus galloprovincialis*, dado que guarda una estrecha relación con las proliferaciones fitoplanctónicas, el índice de afloramiento, la temperatura y la distribución en la vertical de las larvas, todas ellas variables que condicionan el transporte y supervivencia larvaria.

3.1 Introducción

El cultivo industrial de mejillón en Galicia, se basa en la recolección de juveniles para su engorde en batea, ya sea directamente del intermareal rocoso o mediante el uso de colectores artificiales (Pérez-Corbacho & Labarta, 2004). La obtención de un suministro de semilla regular y abundante resulta de vital importancia para el desarrollo de este tipo de cultivo (Pérez-Camacho et al., 1995; Labarta, 2004). Sin embargo, la magnitud del reclutamiento, entendido como la incorporación de nuevos juveniles a la población, presenta una elevada variabilidad espacial y temporal (Pineda et al., 2009). La variabilidad en la magnitud del reclutamiento viene condicionada en gran medida por el asentamiento, que determina el éxito del transito de la vida planctónica a la sésil (Eckman, 1996).

Diversos organismos marinos con ciclos de vida complejos, presentan mecanismos que delimitan la duración de los estadios planctónicos a épocas favorables para su desarrollo (Starr et al., 1990; Bonardelli et al., 1996; Guisande et al., 2001; Broitman et al., 2008; Otero et al., 2008) y menos dispersivas desde el punto de vista oceanográfico (Sponaugle et al., 2002; Shanks & Eckert, 2005; Otero, 2006). La temperatura es el factor que determina en mayor medida la duración de la vida larvaria en todos los organismos de vida compleja (O'Connor et al., 2007). La concentración de alimento y en menor medida la salinidad, juegan también un papel clave, no sólo en la velocidad del crecimiento (Lutz & Kennish, 1992) sino también en el correcto desarrollo larvario (Widdows, 1991; Phillips, 2002; 2004). Asimismo, la concentración de oxígeno, puede condicionar el asentamiento (Alfaro, 2005) y ser un factor limitante para la supervivencia larvaria en ambientes de elevada

eutrofización (Breitburg, 1992; Rawlinson et al., 2004). Además de controlar el desarrollo larvario, estas variables intervienen en la distribución vertical de las larvas que tienden a agregarse en torno a discontinuidades físicas o biológicas (Raby et al., 1994; Metaxas, 2001; Rawlinson et al., 2004; Sameoto & Metaxas, 2008). Las larvas responden a una serie de estímulos para posicionarse en la vertical (Kingsford, et al., 2002), lo cual les permite aprovechar de formas diversas los procesos físicos de transporte en la horizontal para limitar su dispersión (Sponaugle et al., 2002).

Las Rías donde se desarrolla el cultivo comercial del mejillón constituyen ecosistemas altamente productivos, pero también muy variables, debido a la influencia de las mareas, el aporte de los ríos, y los episodios de afloramiento-hundimiento (Fraga, 1996; Epifanio & Garvine, 2001; Queiroga & Blanton, 2005; Relvas et al., 2007). El desarrollo de estrategias adecuadas de explotación sobre los organismos de ciclo de vida complejo, en sistemas altamente variables como las Rías, requiere un adecuado conocimiento de las fuentes de variabilidad ambiental que determinan el asentamiento larvario, así como su importancia relativa sobre la magnitud de este proceso (Cotrim Marques et al., 2008). El objetivo del presente trabajo es obtener un modelo que explique la magnitud del asentamiento de *M. galloprovincialis* en función de las principales variables ambientales que condicionan el desarrollo y el transporte larvario, en una Ría dedicada al cultivo comercial de mejillón.

3.2. Material y Métodos

3.2.1. Asentamiento larvario

Se realizó un seguimiento de la magnitud del asentamiento entre enero y diciembre de 2007 (26 muestreos), en cuatro áreas de la Ría de Ares-Betanzos (Lorbé, Arnela, Redes y Miranda; Figura 1.2.) y a dos profundidades (1 y 6 m). En cada localización se colocaron cada quince días tres cuerdas colectoras recubiertas de tela de yute. Las cuerdas colectoras se mantuvieron en agua de mar filtrada por una malla de 100 μm durante 30 días cambiando el agua cada dos días para permitir el desarrollo de un biofilm adecuado evitando asentamiento larvario previo a su colocación en los long-lines (Porri et al., 2006b). Las cuerdas permanecieron durante 15 días en los long-lines hasta su muestreo y sustitución por nuevas colectoras. Los muestreos y el tratamiento de las muestras se realizaron de acuerdo al protocolo descrito en el capítulo 2. En base a dichos muestreos se calculó la densidad de asentamiento considerando únicamente la fracción de individuos retenida por debajo del tamiz de luz de malla de 355 μm , para evitar la interferencia del asentamiento con otros procesos como las migraciones de post-larvas. La densidad de asentamiento se expresó en individuos por cm^2 (indiv.cm^{-2}).

3.2.2. Condiciones ambientales

Se tomaron semanalmente medidas de temperatura (T^a ; $^{\circ}\text{C}$), salinidad (Sal.; ‰), pH y porcentaje de saturación de oxígeno (Oxig., %) con una sonda multiparamétrica (YSI 556MPS) a 1 y 6 metros de profundidad en cada localización. Además, se recogieron semanalmente por medio de una bomba sumergible, 3 muestras de agua en cada localización y profundidad para la determinación del contenido en clorofila a (Chl-a;

$\mu\text{g l}^{-1}$) y del contenido en materia particulada en suspensión (mg l^{-1}). La materia particulada total (MPT), la fracción orgánica (MPO) e inorgánica (MPI) de la misma, así como el contenido en clorofila se determinó siguiendo el protocolo descrito en el capítulo 2.

El caudal diario (Q_R ; m^3s^{-1}) de los ríos Eume y Mandeo, se calculó a través de la Ley de Horton (Strahler, 1963) a partir de los datos de la estación de Irixoa suministrados por el Organismo Autónomo “Augas de Galicia” y del volumen diario de la presa situada en el cauce del Eume facilitados por ENDESA S.A. siguiendo el tratamiento descrito en el capítulo 2.

El transporte de Ekman ($\text{m}^3\text{s}^{-1}\text{km}^{-1}$) en sus componentes longitudinal ($-Q_{x30}$) y transversal (Q_{y30}) al eje principal de la Ría se estimaron a partir de los mapas sinópticos de presión atmosférica al nivel del mar producidos por el Instituto Nacional de Meteorología (INM), según lo descrito en el capítulo 2.

3.2.3. Tratamiento de datos

Los valores de abundancia de individuos asentados fueron transformados mediante $\log(x+1)$ para homogenizar varianzas antes del procesado de los datos. Asimismo, los valores de Chl-a, MPT, MPO y MPI fueron transformados logarítmicamente para corregir los problemas de heterocedasticidad. Se utilizó la variable Q_R (m^3s^{-1}), como la suma del caudal de los ríos Eume y Mandeo. Además de las variables ambientales descritas con anterioridad se definió la diferencia de temperatura (difT) entre las dos profundidades de estudio como indicador de la

estratificación térmica de la columna de agua. Los datos ambientales (semanales y diarios) se promediaron para adecuarlos a la frecuencia de los muestreos de asentamiento (26 muestreos quincenales).

Para evaluar el grado de sincronía entre el asentamiento en las diferentes posiciones de muestreo se realizaron correlaciones cruzadas entre las series de densidad del asentamiento. Los retardos evaluados fueron los comprendidos entre ± 3 muestreos (0 a 45 días). También se evaluaron mediante correlaciones cruzadas las relaciones existentes entre las variables ambientales estudiadas para los retardos comprendidos entre ± 3 muestreos. Los intervalos de confianza al 95% se calcularon en base a los grados de libertad efectivos, calculados según lo descrito en el capítulo 2.

Se realizó un análisis de componentes principales para identificar las variables ambientales que recogen la mayor parte de la variabilidad en la Ría introduciendo todas las variables ambientales recogidas (difT, Sal, O₂, pH, logChl-a, logMPO, logMPI, Q_R, -Q_{x30} y Q_{y30}) excepto T^a y MPT, por ser combinación lineal de otras. Apoyados en este análisis se seleccionaron para modelar la abundancia del asentamiento (logA), aquellas variables que recogían mayor variabilidad sin presentar problemas de multicolinealidad, lo cuál fue evaluado mediante el “Variance Inflation Factor” (Sikkink et al., 2007). Se estudió el patrón de autocorrelación de las variables de estudio mediante autocorrelogramas. Dada la estructura de autocorrelación temporal y el carácter no lineal de la relación entre la abundancia de asentamiento y alguna de las variables explicativas, el ajuste de dicha relación se realizó mediante el modelo mixto general aditivo (GAMM; Pan et al., 2007). Para la determinación de dicho modelo se siguió el siguiente protocolo (Zuur et al. 2009):

-En primer lugar se ajustó un modelo con todas las variables explicativas seleccionadas utilizando el método de estimación de máxima verosimilitud restringida (REML). El estudio de los residuos no presentó problemas de homogeneidad al graficarlos frente a los valores ajustados por el modelo ni frente a las variables explicativas. Sin embargo, se observaron problemas de dependencia en el autocorrelograma de los residuos. Se implementó una estructura auto-regresiva de primer orden a los residuos para eliminar los problemas de dependencia, la cual representa la componente aleatoria del modelo.

-Una vez establecida la componente aleatoria, se utilizó el test de la razón de máxima verosimilitud para determinar las componentes fijas del modelo, comparando modelos anidados ajustados mediante el método de estimación de máxima verosimilitud (ML).

-Una vez seleccionada la componente fija, se volvió a ajustar el modelo mediante el método de estimación REML y se continuó con la validación del mismo (homogeneidad, independencia y normalidad de los residuos).

Para el tratamiento de los datos se han utilizado los paquetes estadísticos Statistica 6.0 y R 2.8.1.

3.3. Resultados

3.3.1. Condiciones ambientales

En la Tabla 3.1. se resumen los valores medios, máximos y mínimos de las variables ambientales para cada una de las localizaciones y profundidades de estudio. Las series temporales de las variables ambientales presentaron un marcado carácter estacional típico de latitudes templadas (Figuras 3.1. a 3.5.). El periodo primavera-verano se

encuentra bien delimitado por el paso de inversión térmica a estratificación, tal como se observa en la evolución de la temperatura a 1 y 6 m de profundidad en las diferentes localizaciones de estudio (Figuras 3.1. a 3.4. A). Del mismo modo la salinidad contribuye a marcar el patrón estacional presentando sus valores más bajos durante el otoño-invierno (Figuras 3.1. a 3.4. B) coincidiendo con la época de mayor aporte de agua continental por los ríos ($r \geq -0,64$ a lag 0; Figura 3.5.). Asimismo, el aporte de los ríos, contribuye a la acumulación de materia particulada en suspensión, predominando la fracción inorgánica en los periodos más caudalosos en todas las localizaciones ($r \geq 0.501$ a lag 0; Figuras 3.1. a 3.4.C-D y 3.5.). En cuanto al contenido en clorofila, éste también mostró un marcado carácter estacional, caracterizado por valores mínimos en invierno y máximos en primavera y otoño, manteniendo valores intermedios durante el verano (Figuras 3.1. a 3.4. E), coincidiendo con la época de afloramiento (Figura 3.5.) que promueve la acumulación de biomasa tal como indica la correlación positiva entre el contenido en clorofila y el índice de afloramiento en todas las localizaciones ($r \geq 0.367$ a lag 0; Figura 3.5.) excepto en Redes. El contenido en clorofila mantiene un patrón estacional similar al observado para el contenido en materia orgánica en suspensión con el que presenta correlaciones positivas a desfase nulo de nuevo en todas las localizaciones ($r \geq 0.359$; Figuras 3.1. a 3.4.H) excepto en Redes. La saturación de oxígeno en el agua (Figuras 3.1. a 3.4. G) y el pH (Figuras 3.1. a 3.4. F), son dos indicadores de producción neta del sistema que se encuentran correlacionados entre sí a desfase nulo ($r \geq 0.510$) y que presentan también sus máximos durante el periodo de predominio del afloramiento (Figura 3.5.).

Tabla 3.1. Media, desviación típica y rango registrado entre enero y diciembre de 2007 para las variables ambientales estudiadas en cada una de las localizaciones y profundidades de estudio.

Loc	Chl-a ($\mu\text{g l}^{-1}$)	MPT (mg l^{-1})	MPO (mg l^{-1})	MPI (mg l^{-1})	T ^a (°C)	Salinidad (‰)	Oxígeno (% sat.)	pH
Arnela	1,87±0,95	1,61±1,17	0,63±0,23	0,98±1,08	15,15±2,36	34,67±0,87	101,84±8,03	8,11±0,08
1m	(0,71-4,51)	(0,50-5,53)	(0,31-1,19)	(0,13-4,57)	(12,20-21,05)	(32,51-35,61)	(85,55-120,95)	(7,95-8,25)
Arnela	1,56±0,60	1,77±1,23	0,56±0,16	1,21±1,10	14,52±1,74	35,22±0,43	98,21±8,04	8,12±0,07
6m	(0,47-2,61)	(0,77-5,17)	(0,35-1,04)	(0,29-4,17)	(12,20-19,47)	(34,06-35,66)	(83,40-116,60)	(8,04-8,28)
Miranda	1,66±0,87	1,19±0,50	0,52±0,13	0,67±0,48	14,81±2,35	33,90±1,84	104,73±8,02	8,09±0,09
1m	(0,55-3,33)	(0,59-2,46)	(0,29-0,79)	(0,15-1,86)	(11,97-20,65)	(27,21-35,50)	(89,20-129,75)	(7,96-8,35)
Miranda	1,55±0,90	1,16±0,50	0,49±0,13	0,67±0,48	14,31±1,54	35,18±0,45	100,20±7,37	8,10±0,09
6m	(0,21-3,48)	(0,49-2,47)	(0,27-0,78)	(0,14-1,88)	(12,37-17,78)	(33,45-35,67)	(86,05-122,20)	(7,96-8,39)
Lorbé	1,24±0,56	1,08±0,91	0,44±0,15	0,64±0,83	14,99±2,22	34,94±0,60	102,33±7,87	8,14±0,07
1m	(0,42-2,36)	(0,40-4,08)	(0,21-0,74)	(0,11-3,41)	(12,52-21,22)	(33,47-35,63)	(81,80-122,20)	(7,99-8,26)
Lorbé	1,22±0,62	0,98±0,82	0,39±0,11	0,59±0,74	14,40±1,55	35,32±0,36	99,88±7,75	8,15±0,07
6m	(0,28-2,55)	(0,39-3,65)	(0,23-0,72)	(0,10-2,93)	(12,51-19,05)	(34,09-35,67)	(81,00-116,85)	(8,01-8,30)
Redes	2,21±1,00	1,88±1,05	0,71±0,14	1,18±0,98	15,05±2,62	32,06±2,71	103,54±9,08	8,15±0,08
1m	(0,79-5,03)	(0,87-5,27)	(0,42-0,95)	(0,21-4,33)	(11,69-21,27)	(23,55-34,83)	(89,65-126,25)	(7,97-8,30)
Redes	2,37±1,22	2,54±1,5	0,79±0,21	1,76±1,35	14,80±1,94	34,82±0,65	99,14±11,22	8,12±0,07
6m	(0,87-6,02)	(0,80-6,37)	(0,46-1,34)	(0,26-5,03)	(12,15-19,82)	(32,91-35,62)	(81,50-132,60)	(7,98-8,26)

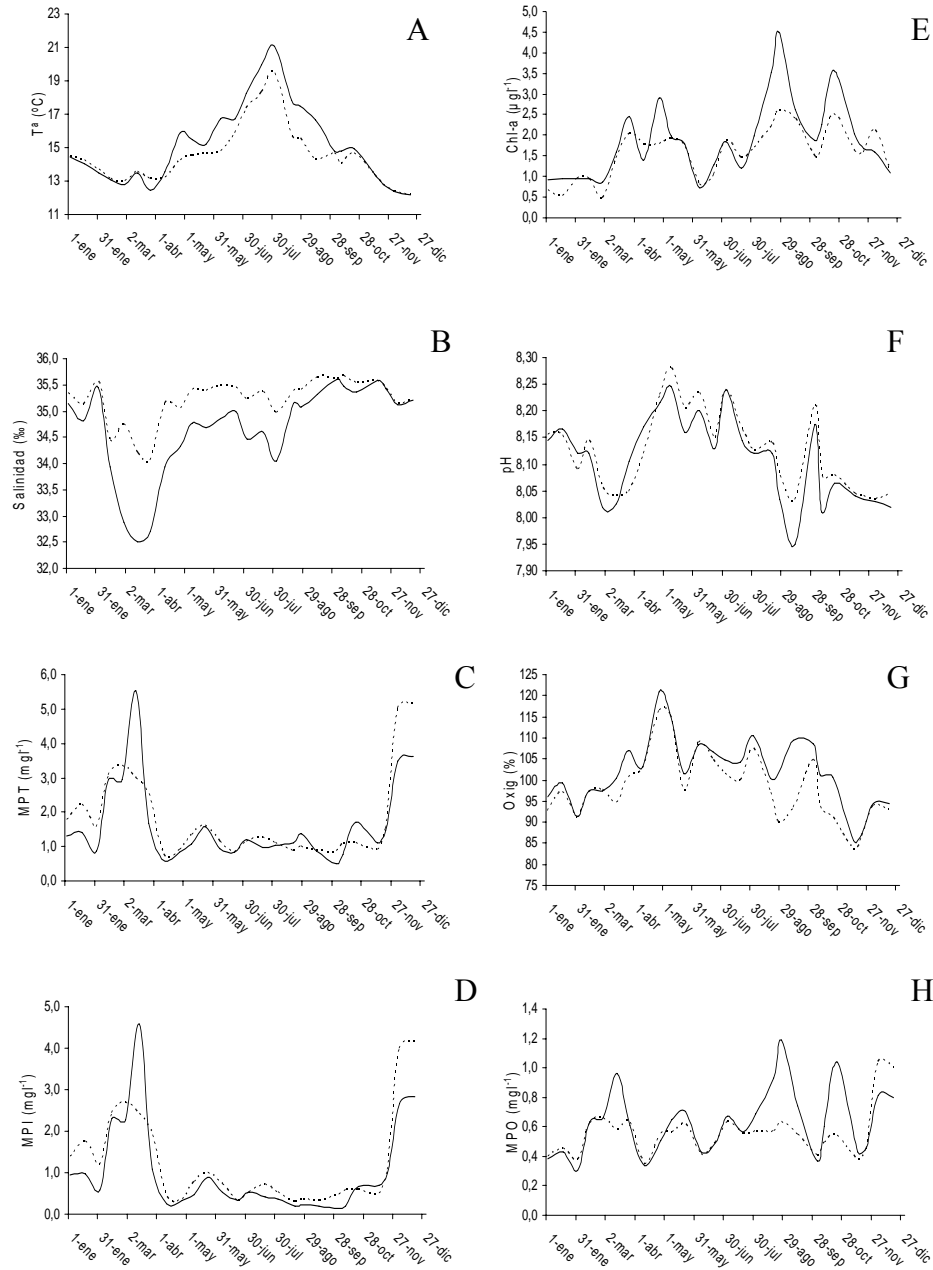


Figura 3.1. Evolución a lo largo del periodo de estudio de (A) la Temperatura (T°), (B) Salinidad, (C) MPT, (D) MPI, (E) Chl-a, (F) pH, (G) Saturación de oxígeno (Oxig.), y (H) MPO, a 1 (línea continua) y 6 metros (línea punteada) de profundidad en la localización de Arnela.

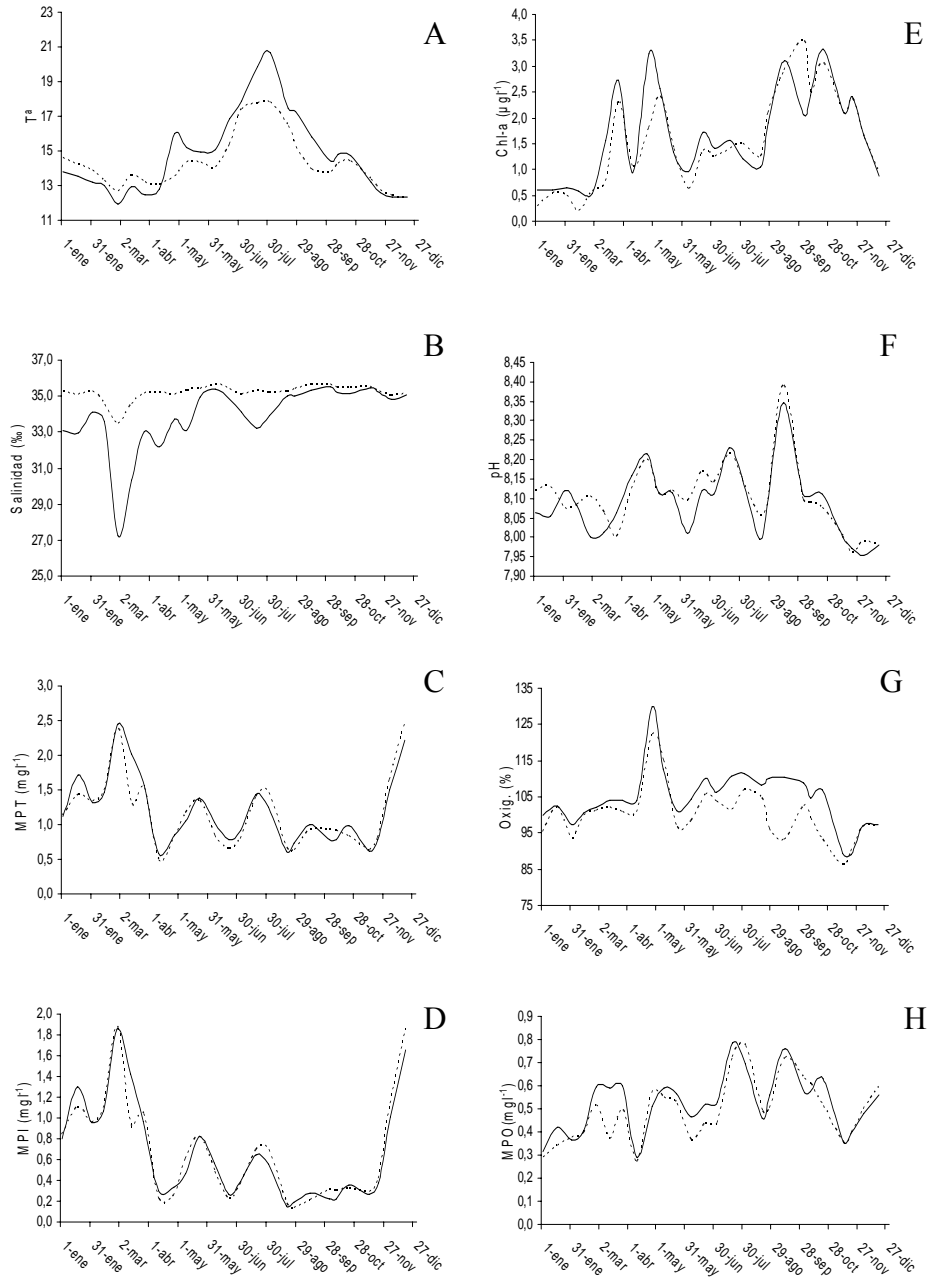


Figura 3.2. Evolución a lo largo del periodo de estudio de (A) la Temperatura (T^a), (B) Salinidad, (C) MPT, (D) MPI, (E) Chl-a, (F) pH, (G) Oxígeno disuelto (Ox.) en % de saturación, y (H) MPO, a 1 (línea continua) y 6 metros (línea punteada) de profundidad en la localización de Miranda.

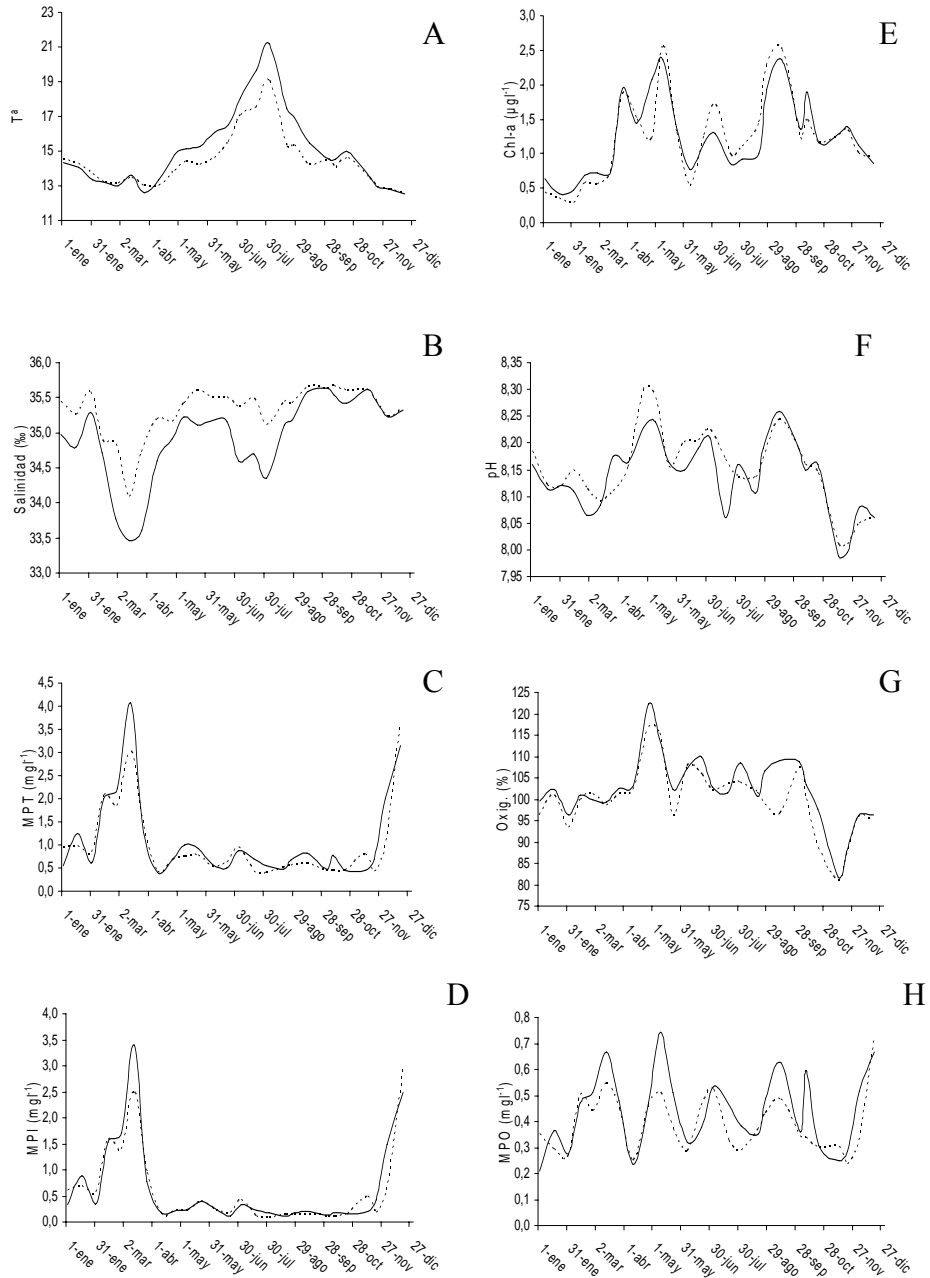


Figura 3.3. Evolución a lo largo del periodo de estudio de (A) la Temperatura (T^a), (B) Salinidad, (C) MPT, (D) MPI, (E) Chl-a, (F) pH, (G) Oxígeno disuelto (Ox.) en % de saturación, y (H) MPO, a 1 (línea continua) y 6 metros (línea punteada) de profundidad en la localización de Lorbé.

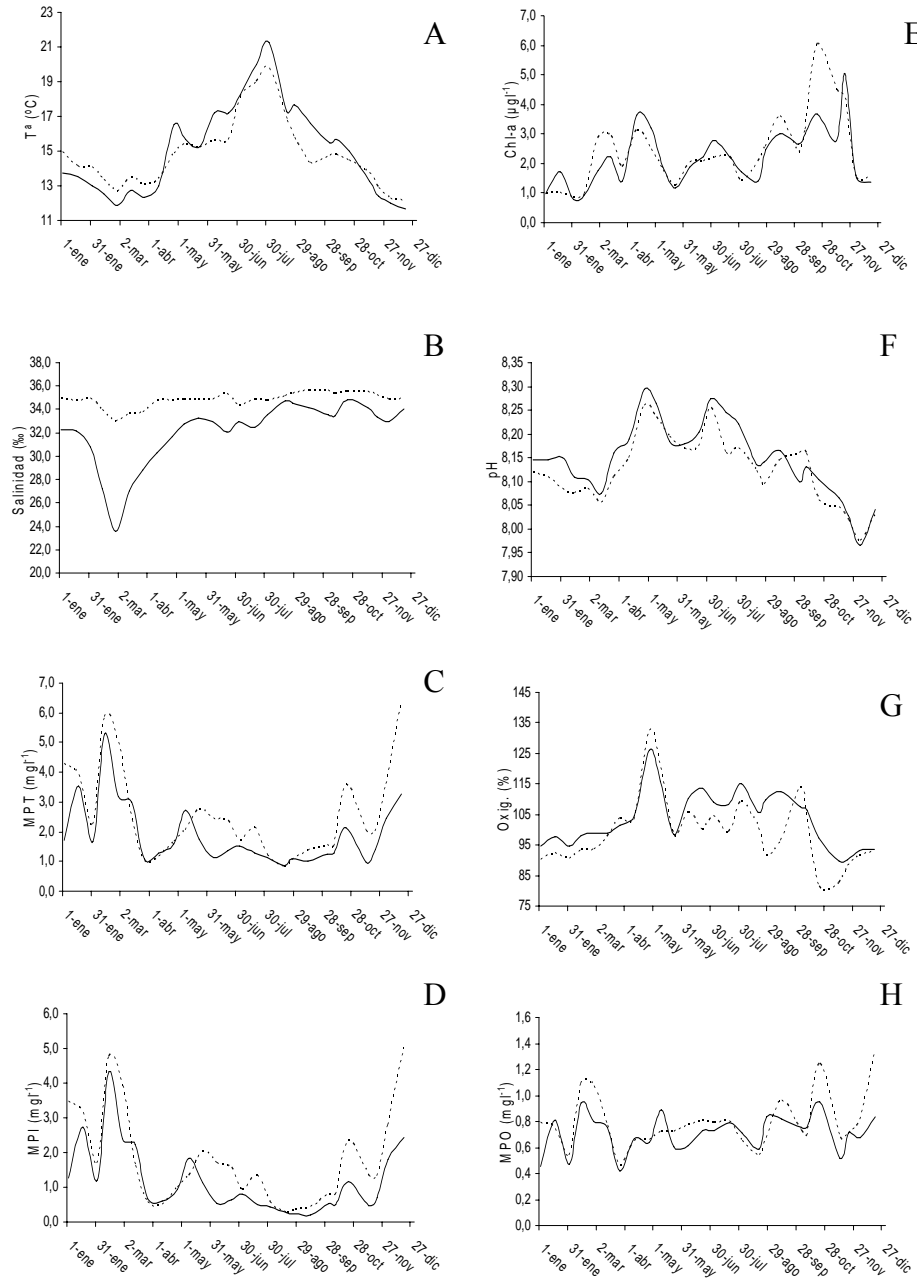


Figura 3.4. Evolución a lo largo del periodo de estudio de (A) la Temperatura (T^a), (B) Salinidad, (C) MPT, (D) MPI, (E) Chl-a, (F) pH, (G) Oxígeno disuelto (Ox.) en % de saturación, y (H) MPO, a 1 (línea continua) y 6 metros (línea punteada) de profundidad en la localización de Redes.

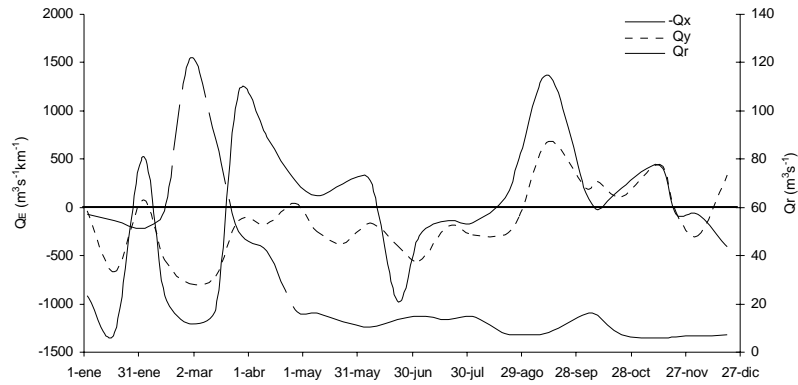


Figura 3.5. Evolución a lo largo del periodo de estudio del (A) transporte de Ekman (Q_E ; $\text{m}^3 \text{s}^{-1} \text{km}^{-1}$) en la componente transversal (Q_{y30}) y longitudinal ($-Q_{x30}$) al eje principal de la Ría y (B) del aporte de agua continental ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$).

3.3.2. Asentamiento larvario

El asentamiento larvario en la Ría de Ares-Betanzos presentó una elevada sincronía entre las localizaciones y profundidades de estudio, tal como mostraron los elevados coeficientes de correlación ($r > 0,874$ a lag 0) entre las diferentes posiciones muestreadas.

El asentamiento larvario de *M. galloprovincialis* en la Ría de Ares-Betanzos presentó también un marcado carácter estacional (Figura 3.6.). El principal episodio de asentamiento se registró en primavera, durante el mes de mayo. A comienzos de verano, se observó un nuevo pico de menor magnitud que se mantuvo hasta finales del mes de agosto. Por último se registró otro pico de asentamiento otoñal de menor magnitud y duración que los anteriores, mientras que durante el invierno los registros de asentamiento fueron considerados residuales ($< 1 \text{ indiv. cm}^{-2}$ entre diciembre y abril).

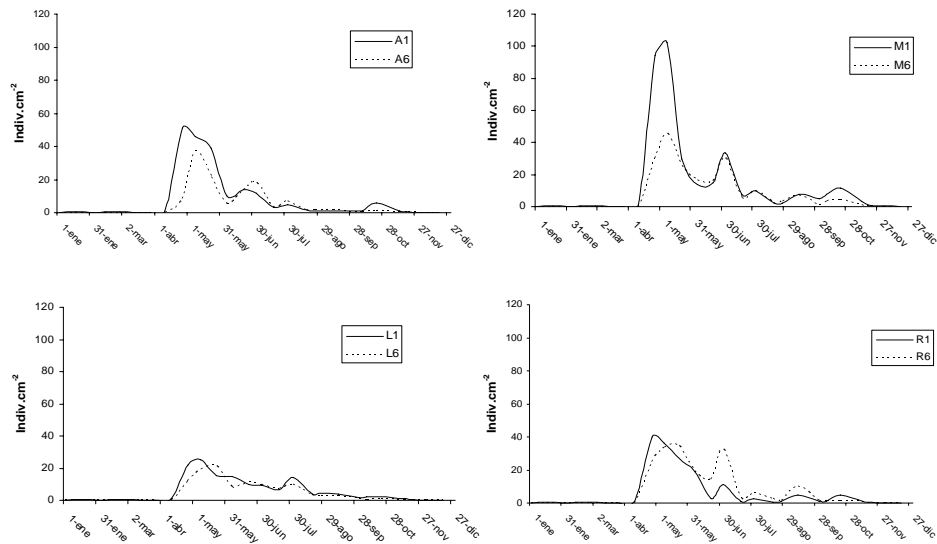


Figura 3.6. Evolución de la densidad de asentamiento primario (indiv.cm⁻²) en las localizaciones de Arnala (A), Miranda (M), Lorbé (L) y Redes (R) a 1 y 6 metros de profundidad.

3.3.3. Acoplamiento entre el asentamiento y las variables ambientales

El análisis de componentes principales extrajo tres componentes que pueden ser interpretadas desde el punto de vista hidrográfico (Figura 3.7.). La CP1 explica el 35,24% de la varianza total y define las estaciones de afloramiento-hundimiento (Tabla 3.2.; Figura 3.7.), la CP2, que explica el 19,10% de la varianza y está definida principalmente por indicadores de producción neta del ecosistema (Tabla 3.2.; Figura 3.7.) y la CP3, que explica el 16,97% y define la acumulación de biomasa (Tabla 3.2.; Figura 3.7.).

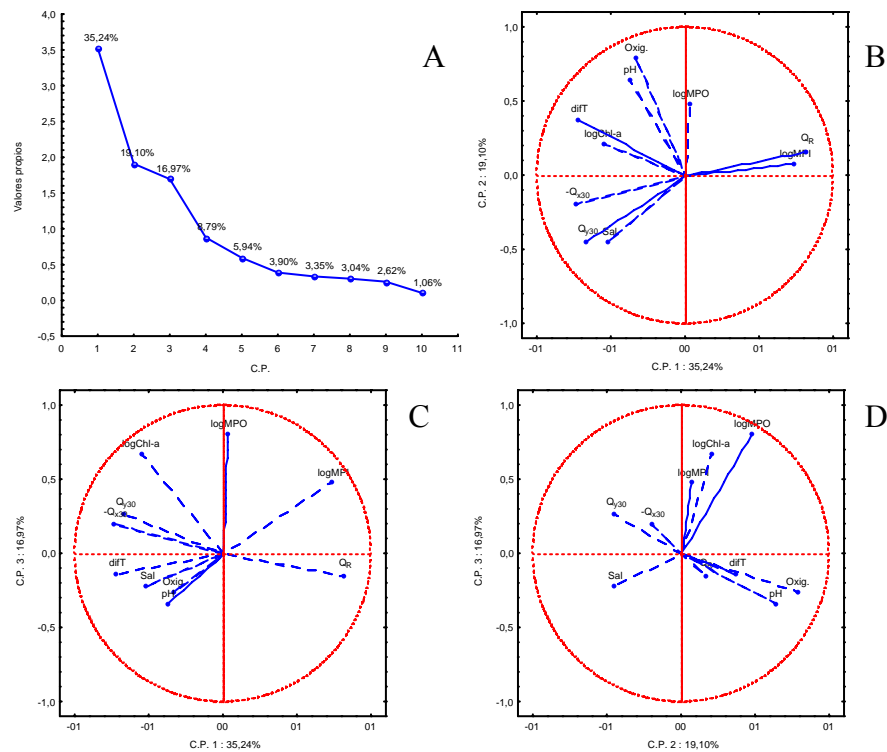


Figura 3.7. Análisis de componentes principales de las 10 variables ambientales (difT, Sal, Oxi., pH, logChl-a, logMPO, logMPI, Q_R, -Q_{x30}, Q_{y30}) tomadas en las ocho posiciones de muestreo durante el periodo de estudio. (A) Gráfico de los valores propios y porcentaje de explicación de cada componente (B) CP 1 frente a CP 2 (C) CP 1 frente a CP 3 y (D) CP2 frente a CP3.

Tabla 3.2. Coeficientes de las variables para la construcción del vector propio correspondiente a las tres componentes principales consideradas.

Variable	CP 1	CP 2	CP 3
Q _R	0,819	0,162	-0,149
logMPI	0,735	0,074	0,475
-Q _{x30}	-0,734	-0,200	0,194
difT	-0,719	0,375	-0,137
Q _{y30}	-0,665	-0,447	0,261
Sal	-0,514	-0,451	-0,225
logChl-a	-0,55	0,207	0,666
Oxi.	-0,329	0,786	-0,264
pH	-0,371	0,639	-0,341
logMPO	0,034	0,474	0,803

En base al análisis de componentes principales se seleccionaron las siguientes variables para modelar el asentamiento larvario, por ser aquellas que mejor definen la variabilidad ambiental en la Ría sin presentar problemas de multicolinealidad ($VIF < 2$): el índice de afloramiento ($-Q_{x30}$) y la difT, que definen la estación de afloramiento-hundimiento (CP 1; Tabla 3.2.; Figura 3.7.), el contenido en Oxígeno y el pH por ser indicadores de la producción neta del sistema (CP 2; Tabla 3.2.; Figura 3.7.) y el logMPO y logChla por ser las variables que indican acumulación de biomasa (CP 3; Tabla 3.2.; Figura 3.7.). Además de dichas variables se incluyeron los factores Localización (4 niveles) y Profundidad (2 niveles).

En la Figura 3.8. pueden observarse las relaciones entre las variables ambientales seleccionadas y la magnitud del asentamiento. Dada la relación no lineal observada entre la densidad de asentamiento y algunas de las variables explicativas se optó por aplicar un modelo aditivo, el cual permite introducir dichas relaciones en el modelo de regresión.

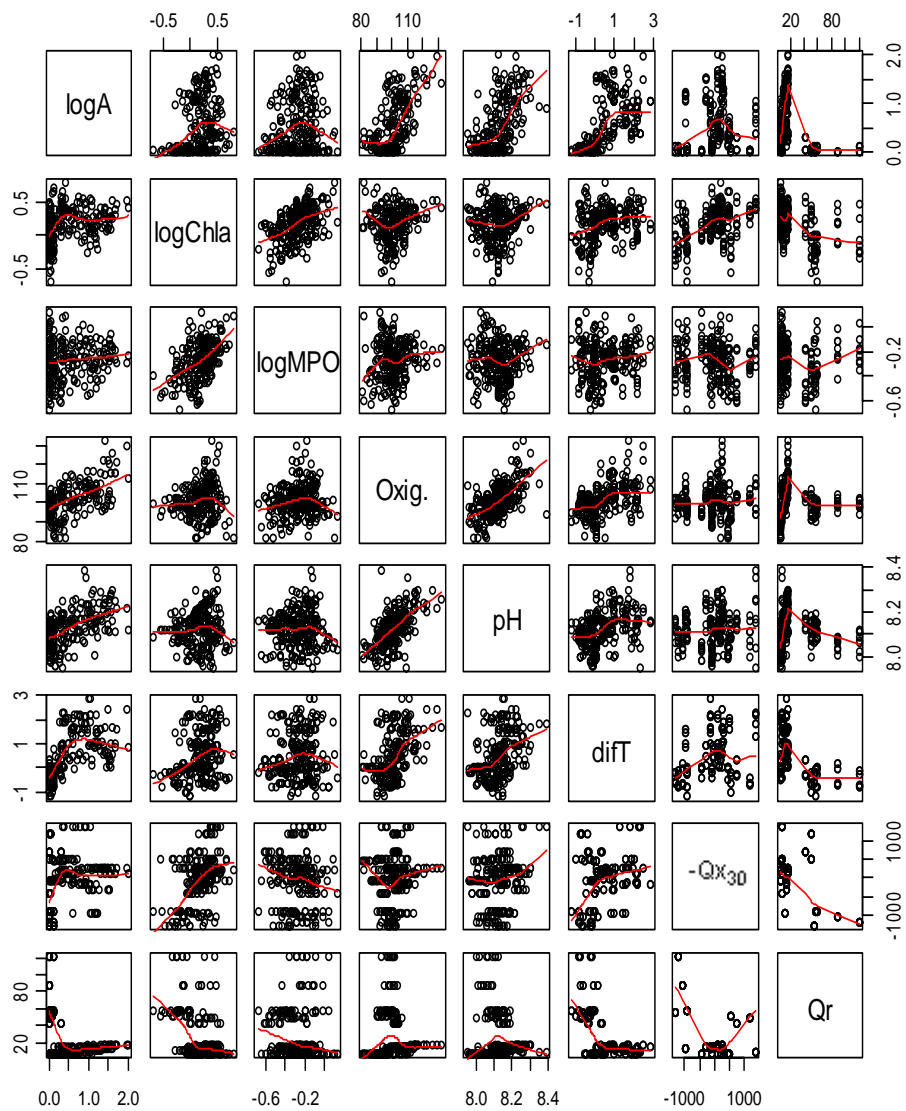


Figura 3.8. Diagramas de dispersión entre la abundancia de asentamiento (log A) y las variables ambientales seleccionadas para las ocho posiciones de estudio durante el 2007. La línea roja se corresponde con una función de ajuste local “LOESS” para las relaciones entre variables.

Siguiendo el protocolo de selección descrito en el apartado 3.2.3., el modelo que mejor recoge la variabilidad del asentamiento (log A) en la Ría es el descrito en la Tabla 3.3.

Tabla 3.3. Coeficientes estimados mediante GAMM para modelar la abundancia total del asentamiento en la Ría de Ares-Betanzos. E.E.: error estandar; g.l.e: Grados de libertad estimados.

Coeficientes Paramétricos				
	Valor Estimado	E.E.	t	p
Intercepto	-19,722	2,559	-7,701	$6,85 \times 10^{-13}$
pH	2,488	0,315	7,890	$2,30 \times 10^{-11}$
Lorbé	-0,052	0,057	-0,896	0,371
Miranda	0,253	0,059	4,252	$3,31 \times 10^{-5}$
Redes	0,087	0,062	1,395	0,165
6m	-0,079	0,040	-1,958	0,047
Coeficientes Suavizados (no paramétricos)				
	g.l.e.	F	p	
difT	4,263	15,670	$1,70 \times 10^{-12}$	
$-Q_{x30}$	7,133	6,798	$1,30 \times 10^{-7}$	

R^2 ajustado: 0,705

A través de este modelo se explica el 71% de la variabilidad del asentamiento en la Ría. La estratificación térmica es el parámetro que explica la mayor parte de la variabilidad, como indica el p-valor (Tabla 3.3.), seguido del pH y el índice de afloramiento. El pH ejerce un efecto positivo sobre la densidad de asentamiento. En cuanto al efecto del factor localización (Loc), de los resultados del modelo se puede concluir que no existen diferencias significativas en cuanto a densidad de asentamiento entre las localizaciones de Arnela, Redes y Lorbé, mientras que Miranda presenta densidades de asentamiento superiores a las observadas en Arnela. La profundidad también ejerce un efecto significativo, siendo las

densidades de asentamiento en superficie superiores a las registradas a 6m.

En cuanto a la interpretación de las variables no paramétricas, en la Figura 3.9. se ilustra la relación entre la magnitud del asentamiento y cada una de las variables explicativas ajustadas de modo no paramétrico. La estratificación térmica (difT), ejerce un efecto positivo sobre la densidad de asentamiento, hasta que se alcanzan diferencias entre 1 y 6 metros de en torno a $+1^{\circ}\text{C}$, momento en que dicho efecto se estanca (Figura 3.9.). En cuanto al índice de afloramiento presenta un máximo de influencia sobre la densidad de asentamiento cuando alcanza valores en torno a $300 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ km}^{-1}$, próximos al valor medio observado en este estudio para el afloramiento en la época primavera-verano ($222,45 \pm 557,12 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ km}^{-1}$).

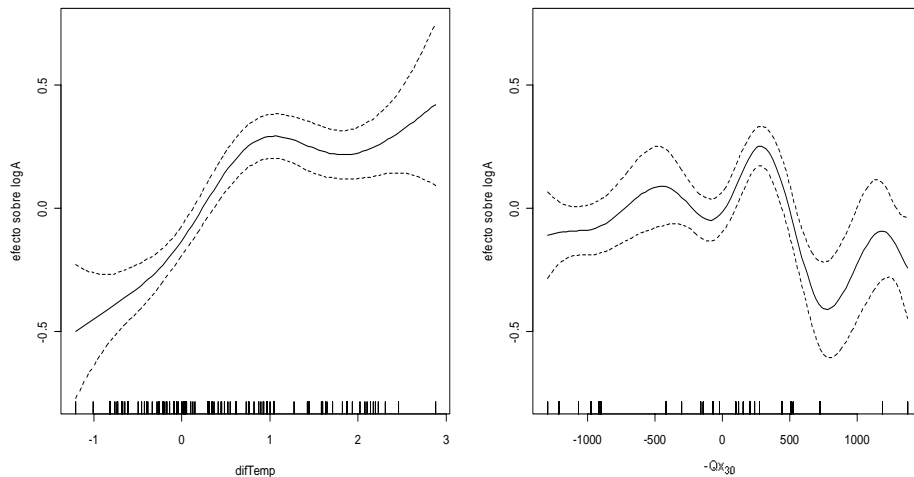


Figura 3.9. Efecto de las variables difT y $-Q_{x30}$ sobre la magnitud del asentamiento estimado mediante GAMM.

3.4. Discusión

El conocimiento de las principales variables que regulan el asentamiento es vital para el correcto manejo y explotación de los organismos con fase planctónica (Navarrete et al., 2005) como *M. galloprovincialis*.

Los resultados muestran una elevada sincronía en el asentamiento entre las localizaciones bajo seguimiento lo que implica mecanismos de regulación comunes (Pineda, 1994b; Ladah et al., 2005; Lagos et al., 2007). El patrón temporal se caracterizó por varios pulsos de asentamiento con un descenso progresivo en densidad (Figura 3.6.), que tal como se discutió en el capítulo anterior pueden estar relacionados con episodios de puesta sucesivos, aunque más probablemente con el transporte de agregados hacia la costa. Asimismo, las hipótesis planteadas en el capítulo anterior sobre los mecanismos de retención y transporte larvario en la Ría son consistentes con las diferencias observadas en la magnitud del asentamiento entre localizaciones en el presente estudio. El hecho de observar densidades de asentamiento similares en la localización de Redes y Arnela, apoya la existencia de una zona de retención en la parte interna de la Ría, que favorecerá el intercambio larvario entre estas dos localizaciones. Del mismo modo, la diferencia de magnitud del asentamiento entre las localizaciones de Lorbé y Miranda, apoyaría la teoría de que estas dos localizaciones se relacionan a modo fuente-sumidero, dado que en Lorbé se concentran los reproductores y en Miranda es donde se registran los valores más elevados de asentamiento.

En el presente trabajo se identificaron una serie de variables ambientales que modulan la densidad del asentamiento primario de *M.*

galloprovincialis de forma común en las cuatro localizaciones de estudio (Tabla 3.3. Figura 3.9.). Las variables que permitieron modelar la abundancia del asentamiento primario fueron por orden de importancia, la diferencia de temperatura entre 1 y 6 metros, el pH y el índice de afloramiento. Todas estas variables guardan una estrecha relación entre sí y su efecto puede explicarse desde diferentes puntos de vista, ya que, aunque tienen un patrón estacional común y actúan sobre la duración del desarrollo larvario directa o indirectamente (Lutz & Kennish, 1992; O'Connor et al., 2007; Rico-Villa et al., 2009), también pueden funcionar como indicadores de diversos mecanismos de transporte transversal a la costa (Guisande et al., 2001; Otero et al., 2008).

Los resultados del modelo de regresión mostraron una relación lineal entre la densidad de asentamiento y los valores de pH (Tabla 3.3.). El pH, aunque guarda una estrecha relación con la concentración de oxígeno, es un indicador de producción neta más estable, porque la tasa de intercambio del oxígeno con la atmósfera es alrededor de 10 veces superior a la del dióxido de carbono (Ryther, 1956; Reeder & Binion, 2001). La relación directa observada entre el pH y el asentamiento, pone de manifiesto la importancia del alimento disponible en la magnitud de este proceso. La disponibilidad de alimento es un factor limitante en el crecimiento y desarrollo larvario de bivalvos (Rico-Villa et al., 2009), que condiciona la duración de la vida planctónica, así como su estado fisiológico para superar el proceso de metamorfosis (Phillips, 2002; 2004). Dadas las elevadas tasas de mortalidad de la vida planctónica, un rápido desarrollo y una acumulación de reservas adecuada favorecerán la supervivencia larvaria y el incremento de la densidad de asentamiento

(Bayne, 1965; Cury & Roy, 1989; Widdows, 1991), tal como sugieren los resultados del presente estudio (Tabla 3.3.).

Otro de los factores que contribuyeron a modular la densidad del asentamiento de *M. galloprovincialis* en nuestra área de estudio fue el índice de afloramiento. Las máximas densidades de asentamiento se estimaron para valores de índice de afloramiento en torno a $300 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ km}^{-1}$, lo cuál supone un transporte aproximado al de la media de las Rías gallegas durante la estación de afloramiento ($270 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ km}^{-1}$; Álvarez-Salgado et al., 2003) y a la de la propia área de estudio ($220 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ km}^{-1}$). El patrón estacional del afloramiento contribuye a que además de los máximos de clorofila superficial típicos de primavera y otoño, las concentraciones se mantengan elevadas durante el verano debido a los episodios intermitentes de afloramiento (Álvarez-Salgado et al., 2003), de modo que el suministro de alimento que supone el afloramiento costero parece tener un papel clave en el asentamiento de *M. galloprovincialis*, tal como se ha observado en otros organismos de vida compleja (Cury & Roy, 1989; Guisande et al., 2001; Otero et al., 2008). En este sentido, Barth et al., (2007) relacionaron los valores extremadamente bajos de asentamiento de mejillón en la costa Norte de California (83% menos de lo normal) con el retraso registrado en ese año en el comienzo de la estación favorable al afloramiento, los cuales supusieron a su vez un descenso del contenido en clorofila (50%) y nutrientes (30%) de la columna de agua. De todos modos, la relación observada en el presente estudio entre el índice de afloramiento y la densidad de asentamiento no es lineal, si no que presenta un óptimo a valores intermedios de intensidad del afloramiento. Cury & Roy (1989), sugieren la existencia de una “ventana óptima” en relación con el

afloramiento que condiciona el reclutamiento en peces, lo cuál se ha observado en el sistema de afloramiento de Galicia en diferentes especies (*Sardina pilchardus*; Guisande et al., 2001; *Octopus vulgaris*; Otero et al., 2008). Los episodios de afloramiento intenso pueden dificultar la proliferación fitoplanctónica y romper la estratificación de la columna de agua, mientras que valores muy bajos pueden suponer un déficit de alimento para el desarrollo larvario (Cury & Roy, 1989; Guisande et al., 2001; Otero et al., 2008).

No sólo la magnitud del afloramiento, si no la intermitencia de los procesos de afloramiento-relajación/hundimiento, parecen jugar un papel importante en la circulación costera y en el reclutamiento de los organismos marinos (Navarrete et al., 2005; Barth et al., 2007). En base a los resultados obtenidos en el capítulo anterior, los pulsos de asentamiento de *M. galloprovincialis* parecen estar relacionados con el retorno hacia la costa durante los episodios de relajación de los individuos acumulados en el frente de afloramiento. La persistencia de los episodios de afloramiento dificulta el retorno de las larvas retenidas en los frentes (Navarrete et al., 2005; Broitman et al., 2008; Smith et al., 2009), mientras que un hundimiento sostenido puede acarrear deficiencias de alimento (Menge et al., 2003).

Los resultados muestran que la estratificación térmica fue la variable que presentó un efecto más significativo sobre el asentamiento larvario (Tabla 3.3.). La densidad de asentamiento presentó una relación lineal con la estratificación hasta alcanzar diferencias en torno a +1°C entre 1 y 6 metros de profundidad, a partir de cuyo valor la respuesta en el asentamiento se estabilizó (Figura 3.9.). El efecto que la estratificación térmica ejerce sobre el asentamiento larvario puede interpretarse desde

diferentes puntos de vista. Por un lado, la estratificación térmica juega un papel esencial en el desarrollo de blooms fitoplanctónicos y es modulada a su vez por los episodios de afloramiento-relajación/hundimiento. Por otro lado, los resultados muestran que la estratificación térmica se produce a partir de temperaturas superficiales superiores a los 14 °C, lo que delimita también un rango de temperaturas óptimo para el asentamiento. La temperatura controla la tasa de los procesos fisiológicos fundamentales y por tanto regula el desarrollo y la supervivencia larvaria (O'Connor et al., 2007). Bayne (1965), observó una reducción de prácticamente la mitad en el tiempo de desarrollo hasta el estadio pediveliger de larvas de *Mytilus edulis* cultivadas a 16°C respecto a aquellas cultivadas a 11°C (16-20 frente a 34-38 días desde la fertilización al estadio pediveliger para 16 y 11°C respectivamente). Numerosos estudios han encontrado relaciones positivas entre la temperatura y la abundancia larvaria (Ma et al., 2006), así como con la densidad de asentamiento (Saunders & Metaxas, 2007; Broitman et al., 2008), aunque la mayoría de ellos la atribuyen al transporte larvario en masas de agua cálida durante los episodios de relajación (Farrell et al., 1991; Ma et al., 2006). Del mismo modo las correlaciones positivas observadas en diversos estudios entre la densidad de asentamiento y la estratificación térmica (Pineda & López, 2002; Vargas et al., 2004) han sido principalmente atribuidos a mecanismos de transporte mareal internos (Pineda & López, 2002; Vargas et al., 2004; Ladah et al., 2005; Shanks, 2006). Sin embargo, en nuestra área de estudio no se han descrito dichos mecanismos de transporte. Además, el transporte hacia la costa mediante estos fenómenos, está asociado a bajas temperaturas superficiales (Pineda & López, 2002; Vargas et al., 2004; Ladah et al.,

2005) y se considera principalmente efectivo en el transporte de organismos neustónicos (Johnson & Shanks, 2002; Queiroga et al., 2007), condiciones que no se cumplen en el presente trabajo. Es por ello que el efecto de la estratificación térmica en nuestra área de estudio podría estar más relacionado con la componente activa del transporte larvario. Diversos estudios han descrito un transporte activo hacia la superficie en larvas de bivalvos, como respuesta a la formación de termoclinas por encima de un determinado umbral (Tremblay & Sinclair, 1990a, 1990b; Pearce et al., 1996; Gallager et al., 1996; Pearce et al., 1998; Rawlinson et al., 2004). La estratificación larvaria requiere natación activa en la vertical como respuesta a un factor físico (temperatura, salinidad, presión, etc.) o biológico (concentración de alimento o predadores) (Metaxas, 2001; Rawlinson et al., 2004; Sameoto & Metaxas, 2008), que en nuestra área de estudio podría venir determinado por la formación de la termoclina. Además los resultados de asentamiento muestran densidades superiores en superficie (Tabla 3.3. y Figura 3.6.), lo que apoya la distribución preferencial de las larvas por encima de la termoclina. El mantenimiento de una distribución preferencial en superficie, favorece la acumulación y transporte en los frentes de convergencia (Shanks et al., 2000; Genin et al., 2005), lo que podría limitar la dispersión lejos de la costa durante los episodios de afloramiento (Sponaugle et al., 2002).

La capacidad de diversos organismos marinos de regular la duración de la vida planctónica a épocas favorables para su desarrollo (Starr et al., 1990; Bonardelli et al., 1996; Sponaugle et al., 2002; Broitman et al., 2008) y menos dispersivas desde el punto de vista oceanográfico (Sponaugle et al., 2002; Shanks & Eckert, 2005; Otero, 2006; Otero et al., 2008), debe estar mediada por una serie de estímulos endógenos y

exógenos, que permiten maximizar el éxito del asentamiento (Pineda et al., 2006). Dado que la estratificación térmica integra varios parámetros ambientales que regulan en mayor medida el éxito del asentamiento de *M. galloprovincialis* en la Ría de Ares-Betanzos, el uso de dicha variable como señal reguladora de la duración de los estadios planctónicos, podría ser una estrategia eficaz para delimitar este proceso a una época de rápido desarrollo larvario, dispersión limitada y elevada supervivencia a la metamorfosis.

**Capítulo 4. Características del sustrato de asentamiento de
Mytilus galloprovincialis: edad del biofilm**

Resumen

El cultivo de mejillón en batea, precisa de un suministro estable de semilla de mejillón de calidad para abastecer sus necesidades, lo cual promueve el estudio de los procesos de optimización del asentamiento larvario en estructuras artificiales. Las larvas de mejillón tienen cierta capacidad activa de selección del sustrato que está mediada por una serie de señales relacionadas con las características físicas, químicas y biológicas del sustrato. El desarrollo de comunidades microbianas, biofilms, sobre los sustratos artificiales favorece el asentamiento larvario. En el presente trabajo se evaluó la capacidad inductiva de los biofilms que se desarrollan de forma natural en la Ría sobre el asentamiento de *Mytilus galloprovincialis*, y como influye sobre dicha capacidad la edad del biofilm. Para ello se evaluó la densidad de asentamiento sobre sustratos que habían presentado distintos tiempos de desarrollo del biofilm en dos experimentos realizados en años consecutivos.

La densidad de asentamiento se incrementó con la edad del biofilm, hasta superar los 40 días de desarrollo del mismo, momento a partir del cuál la densidad se estabilizó. La edad del biofilm resulta determinante, ya que supone un incremento en la densidad de asentamiento de entre un 48 y un 63% a partir de los 41 y 46 días de inmersión de las cuerdas, respecto a las que estuvieron sumergidas una semana menos en 2006 y 2007, respectivamente. En base a estos resultados, puede establecerse un tiempo mínimo de fondeo de las cuerdas colectoras para maximizar su rendimiento en la captación de semilla para el cultivo comercial por encima de dicho umbral.

4.1. Introducción

La necesidad de obtención de semilla de mejillón para el sustento del cultivo es uno de los puntos críticos para el desarrollo de la miticultura (Labarta, 2004). Las zonas de cultivo intensivo de mejillón a nivel mundial se han localizado tradicionalmente en zonas donde la semilla está disponible de forma abundante cada año (Mason, 1976). Aunque hasta el momento sigue predominando el uso de semilla procedente del intermareal rocoso (66%) frente a la obtenida mediante cuerdas colectoras (Pérez-Camacho & Labarta, 2004), el uso de semilla de colector se ha ido incrementando en los últimos años en parte debido a sus mejores rendimientos dada su adaptación previa a condiciones de inmersión permanente (Pérez-Camacho et al., 1995; Labarta et al., 1997; Babarro et al., 2000a; 2000b).

El proceso de asentamiento larvario de invertebrados bentónicos marinos está influenciado por diversos factores, tanto endógenos como exógenos que condicionan la selección del sustrato más adecuado para la supervivencia de las larvas (Hunt & Scheibling, 1996). De hecho, muchas larvas presentan la capacidad de retrasar su metamorfosis durante meses hasta encontrar un sustrato adecuado (Bayne, 1965; Lane et al., 1985). Existen una serie de factores propios del sustrato que condicionan el asentamiento de las larvas de *Mytilus galloprovincialis*, tales como sus características físicas (Pulfrich, 1996; Alfaro & Jeffs, 2002), químicas (Pawlik, 1992; Alfaro et al., 2006), presencia de individuos de su misma especie (Tumanda et al., 1997) u otras especies (Navarrete & Castilla, 1990; O'Connor et al., 2006; Yang et al., 2007), y el desarrollo de biofilms (Todd & Keough, 1994; Satuito et al., 1995; Taylor et al., 1998; Kavouras & Maki, 2003). Aunque las propiedades físicas asociadas al

sustrato (contorno, textura, velocidad de la corriente próxima al sustrato, etc.) influyen la selección del mismo, su efecto se considera secundario frente a la capacidad inductiva de las características químicas y biológicas del mismo (Pawlik, 1992). La presencia de un film superficial de microorganismos se ha documentado como un prerequisite indispensable para el asentamiento de multitud de invertebrados (Satuito et al., 1997; Wieczorek & Todd, 1997). Las superficies limpias expuestas al agua de mar sufren una serie de cambios, que comienzan por la formación de una fina capa de material orgánico en la que termina por desarrollarse una compleja comunidad microbiana (Characklis & Cooksey, 1983). Los cambios relativos a la sucesión en la composición del biofilm relacionados con la edad del mismo, pueden alterar los procesos de asentamiento y metamorfosis larvaria (Bao et al., 2007a).

El manejo tradicional de cuerdas colectoras en el cultivo comercial de mejillón, incluye su colocación en las bateas unas semanas antes del comienzo de la temporada de asentamiento para “acondicionarlas”. Teniendo en cuenta la limitación legal en Galicia sobre el número máximo de cuerdas por batea (máximo 600 cuerdas en época de asentamiento larvario), es importante optimizar los procesos que intervienen en la obtención de semilla en los colectores. Con este fin, en el presente trabajo, se estudió el efecto del tiempo de fondeo de las cuerdas colectoras sobre la magnitud del asentamiento de *Mytilus galloprovincialis* en la Ría de Ares-Betanzos.

4.2. Material y Métodos

Desde la primera semana de febrero de 2006 hasta que se registró el primer episodio de fijación larvaria (27 abril 2006), se colocaron semanalmente 3 cuerdas colectoras en la proa de una batea situada en Arnela (Figura 1.2.). Las cuerdas se recubrieron con tela de yute entre el primer y segundo metro, para permitir una fácil recolección de las larvas recién asentadas. En el momento en que se colocaban las nuevas cuerdas se realizaba un muestreo (fragmento de 6 x 2 cm de tela de yute) de las anteriormente fondeadas para identificar el primer episodio de fijación. Una vez registrado el primer evento de fijación se realizó un muestreo por triplicado. Las muestras recogidas se procesaron siguiendo el protocolo descrito en los capítulos anteriores.

Dado que la tela de yute, de aquellas cuerdas que permanecieron sumergidas más de 46 días, presentaba una degradación que impedía la cuantificación de la superficie, se repitió el diseño experimental en el año 2007 pero empleando un sustrato sintético (estropajo) como superficie de muestreo. Las primeras cuerdas colocadas en 2007 se fondearon la primera semana de febrero y el primer episodio de fijación se registró el 24 de abril.

El efecto del factor tiempo de fondeo de las cuerdas colectoras sobre la magnitud del asentamiento larvario en el primer episodio de fijación se evaluó mediante el test de Kruskal-Wallis, seguido de contrastes par a par mediante la U de Mann-Whitney, debido a la falta de homocedasticidad. Para el tratamiento de los datos se utilizó el paquete estadístico Statistica 6.0.

4.3. Resultados

En la Figura 4.1. se muestran los valores medios de densidad de asentamiento registrados en las cuerdas fondeadas entre 11 y 46 días previos al primer evento de asentamiento en el 2006. Las diferencias significativas registradas en la densidad de asentamiento en función del tiempo de inmersión de las cuerdas permiten establecer cuatro grupos homogéneos (Figura 4.1.). Las cuerdas que permanecieron sumergidas más de 40 días (41 a 46 días) presentaron densidades ($121,39 \pm 18,65$ indiv.cm⁻²) significativamente superiores ($p < 0,05$) al resto de cuerdas. Del mismo modo, las cuerdas que permanecieron entre 27 y 35 días sumergidas presentaron densidades de asentamiento ($59,03 \pm 13,62$ indiv.cm⁻²) significativamente superiores a las registradas en las cuerdas sumergidas durante 21 días ($40,76 \pm 12,22$ indiv.cm⁻²) y éstas, a su vez, superiores a los colectores sumergidos durante 11 días ($24,91 \pm 7,99$ indiv.cm⁻²).

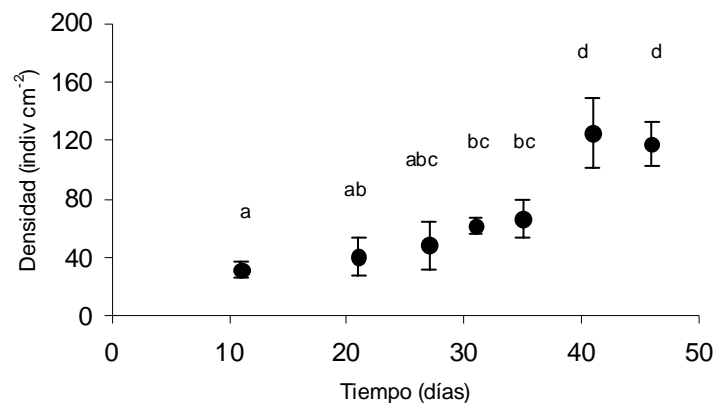


Figura 4.1. Densidad de asentamiento (indiv.cm⁻²) registrada en las cuerdas colectoras fondeadas entre 11 y 46 días previos al primer episodio de asentamiento en el 2006. Letras diferentes indican diferencias significativas entre grupos ($p < 0.05$).

En la Figura 4.2. se muestran los valores medios de densidad registrados en las cuerdas fondeadas entre 12 y 80 días previos al primer evento de asentamiento en el 2007. Los contrastes par a par permiten establecer cuatro grupos homogéneos (Figura 4.2.). Las cuerdas que permanecieron más de 40 días (46 a 80 días) presentaron densidades de asentamiento ($13,1 \pm 1,64 \text{ indiv.cm}^{-2}$) significativamente superiores ($p < 0,05$) al resto de cuerdas. Del mismo modo, las cuerdas fondeadas durante 27 y 40 días presentaron densidades ($4,9 \pm 0,04 \text{ indiv.cm}^{-2}$) significativamente superiores a las fondeadas durante 19 días ($3,6 \pm 0,92 \text{ indiv.cm}^{-2}$), y éstas, a su vez, superiores a aquellas que permanecieron sumergidas 12 días ($2,1 \pm 0,40 \text{ indiv.cm}^{-2}$).

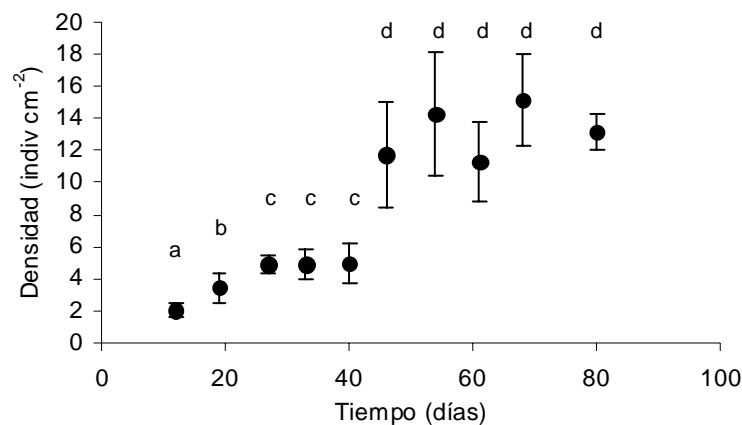


Figura 4.2. Densidad de asentamiento (indiv.cm^{-2}) registrada en las cuerdas colectoras fondeadas entre 12 y 80 días previos al primer episodio de asentamiento en el 2007. Letras diferentes indican diferencias significativas entre grupos ($p < 0,05$).

4.4. Discusión

En situaciones naturales, el desarrollo de biofilms es una sucesión de procesos que comienzan con la formación de una capa orgánica (aminoácidos, glucoproteínas, materiales húmicos), precursora de la

colonización de bacterias, diatomeas, hongos y protozoos que conforman una compleja comunidad microbiana (Characklis & Cooksey, 1983). Dichos cambios sucesionales, en la composición del biofilm, afectan al asentamiento larvario de diversas maneras según la especie de estudio (Keough & Raimondi, 1995). Los resultados del presente trabajo muestran un incremento significativo de la densidad de asentamiento de *Mytilus galloprovincialis* con la edad del biofilm. En general, la magnitud del asentamiento larvario se ve incrementada con la edad del biofilm (Pearce & Scheibling, 1991; Bao et al., 2007a), si bien en algunas especies se observa una respuesta lineal, mientras que en otras existe un óptimo a partir del cual empieza a descender de nuevo su capacidad inductiva (Keough & Raimondi, 1995; Rahim et al., 2004).

Un mayor tiempo de inmersión permite un incremento de la densidad de bacterias y diatomeas, lo cual constituye un factor relevante en el proceso de asentamiento y metamorfosis larvaria (Wieczorek et al., 1995; Rahim et al., 2004; Bao et al., 2007b). Además de los aspectos cuantitativos relacionados con la edad del biofilm, existen también aspectos cualitativos tales como la estructura de la comunidad que lo conforman (Wieczorek & Todd, 1997). En el presente estudio, al superar los 40 días de fondeo, la edad del biofilm deja de ejercer un efecto significativo sobre la densidad de asentamiento, lo cual podría relacionarse con que la comunidad microbiana ha alcanzado el equilibrio y se ha estabilizado.

En *Mytilus galloprovincialis*, la capacidad inductiva del biofilm se ha atribuido principalmente a diferentes grupos de bacterias (Satuito et al., 1997; Bao et al., 2007a; 2007b). La capacidad inductiva de los biofilms bacterianos implica dos tipos de señales químicas, señales ligadas a la

superficie del biofilm y exudados que son liberados al agua circundante (Pawlik, 1992; Tamburri et al., 1996). Aunque los mecanismos que desencadenan el asentamiento no están todavía claros, diversos estudios indican que es imprescindible que el biofilm se encuentre metabólicamente activo (Bao et al., 2007a, 2007b). Dado que la actividad metabólica del biofilm también se ve incrementada con el tiempo de desarrollo del mismo (Satuito et al., 1995), éste podría ser el factor desencadenante de las diferencias observadas respecto al tiempo de fondeo en este estudio.

La variabilidad interanual respecto a la densidad de asentamiento observada en el presente trabajo, podría atribuirse a la interacción de diversos factores ambientales (temperatura, disponibilidad de alimento o condiciones hidrográficas), que han mostrado su relevancia en el proceso de asentamiento en la Ría de Ares-Betanzos en los capítulos previos. Dicha variabilidad ambiental podría intervenir en el desarrollo del biofilm y por tanto en la capacidad inductiva del mismo. Se han observado diferencias estacionales en el desarrollo del biofilm, atribuidas principalmente al efecto de la temperatura, que supone cambios sobre la composición, volumen y capacidad inductiva del asentamiento de *Mytilus galloprovincialis* (Bao et al., 2007a). Nuestros resultados mostraron una progresión similar de la capacidad inductiva del biofilm en ambos años de estudio, lo que podría guardar relación con el carácter estacional del biofilm. Las diferencias observadas entre los años de estudio podrían relacionarse con diferencias ambientales interanuales, o con la naturaleza del sustrato utilizado para el desarrollo de los biofilms. Sí bien, Leyton & Riquelme (2008), no encontraron relación entre la naturaleza del sustrato y la composición y desarrollo de biofilms.

En definitiva, a falta de estudios concretos sobre el mecanismo que desencadena el asentamiento larvario, los resultados del presente trabajo ponen de manifiesto el efecto inductivo del biofilm sobre el asentamiento de *Mytilus galloprovincialis*. Además, se observó como el tiempo de desarrollo del biofilm resulta determinante, ya que supone un incremento en el número de individuos asentados de entre un 48 y un 63% al superar los 40 días de inmersión respecto a las cuerdas que permanecieron seis días menos sumergidas en los años 2006 y 2007 respectivamente. De acuerdo con estos resultados, Roman et al. (1996) sugirieron que el tiempo optimo de fondeo de los colectores previo al asentamiento de *Aequipecten opercularis* en la Ría de Arousa oscila entre 3 y 6 semanas. Desde el punto de vista del cultivo de mejillón, nuestros resultados permiten establecer un tiempo mínimo de inmersión de las cuerdas colectoras para maximizar su rendimiento en la captación de semilla por encima de los 40 días.

**Capítulo 5. Características del sustrato de asentamiento de
Mytilus galloprovincialis: Textura y estructura**

Resumen

La necesidad de obtención de juveniles de mejillón para el sustento del cultivo en batea, ha propiciado el desarrollo de nuevos diseños de estructuras artificiales para tratar de optimizar la captación de semilla. Las características físicas, químicas y biológicas del sustrato intervienen en la magnitud del asentamiento y pueden condicionar también, la mortalidad post-asentamiento. En el presente estudio se evaluó el asentamiento y reclutamiento de *Mytilus galloprovincialis* en cuatro diseños diferentes de cuerdas colectoras. Además de las cuerdas tradicionales (trenzado compacto y estructura no filamentosa; C-NF) se evaluaron tres nuevos diseños con diferente trenzado y textura: cuerdas con un complemento de bucles filamentosos (B-F), cuerdas con un complemento de bucles no filamentosos (B-NF) y cuerdas compactas de textura filamentosa (C-F).

Las cuerdas con complemento en bucle, mostraron mayores densidades que las cuerdas compactas, lo cual parece deberse al incremento en superficie que supone el complemento en bucle. Los diseños con textura filamentosa presentaron también densidades superiores respecto a las cuerdas no filamentosas de igual trenzado, confirmando la preferencia de larvas de mitílidos por las superficies filamentosas.

Respecto al reclutamiento, las cuerdas con bucles filamentosos presentaron al igual que en el asentamiento los valores de densidad más elevados en individuos por metro de cuerda. Sin embargo, evaluando la densidad expresada en kg.m^{-1} , las cuerdas que presentaron una mayor densidad fueron las aquellas con bucles no filamentosos, lo cual se debe a las diferencias observadas respecto a la talla entre los diferentes diseños de colector. La competencia intra-específica y la predación, parecen ser los principales factores reguladores de la mortalidad post-asentamiento. Estos factores pueden influenciar también la distribución de tallas de la población. Las cuerdas con bucles no filamentosos (B-NF), presentan cierta rigidez, de modo que los bucles pueden actuar a modo de refugios frente a los predadores y por tanto favorecer el reclutamiento de los individuos más grandes. De todos modos, otros factores como una selección diferencial del sustrato de asentamiento en función de la talla podrían ser los condicionantes de las diferencias observadas.

5.1.Introducción

El desarrollo del cultivo de mejillón (*Mytilus galloprovincialis*) en Galicia requiere según las estimas realizadas por Pérez-Camacho et al. (1995) y en base a la producción actual (250.000 Tm por año; Pérez-Camacho & Labarta, 2004), aproximadamente 9.000 Tm de semilla por año. El uso de cuerdas colectoras en el cultivo industrial se está incrementando en los últimos años, debido a los mejores rendimientos en cultivo de la semilla procedente de colectores artificiales frente a la obtenida en el intermareal rocoso (Labarta et al., 1997; Babarro et al., 2000a, 2000b). Dada la limitación legal para la colocación de cuerdas en batea, es importante optimizar la obtención de semilla en los colectores artificiales. Es por ello que, en los últimos años ha cobrado importancia el diseño de sustratos artificiales que potencien el asentamiento larvario de *M. galloprovincialis*.

La composición y estructura de los sustratos de asentamiento son factores importantes que afectan a la magnitud de larvas asentadas (Pulfrich, 1996). Respecto a la composición del sustrato, destacan propiedades como la polaridad (Hansen & Waite, 1991), energía libre de superficie (Nishida et al., 2003), humectabilidad (Alfred et al., 2005) y de forma indirecta el fouling asociado (Alfaro et al., 2006). Con respecto a la estructura, además de la superficie ofertada (Pineda & Caswell, 1997; Walter & Liebezeit, 2003), numerosos trabajos muestran un mayor asentamiento de semilla en sustratos de textura filamentosa (King et al., 1990; Pulfrich, 1996; Alfaro & Jeffs, 2002; Walter & Liebezeit, 2003). La estructura, textura y composición del sustrato pueden interferir no sólo en la magnitud del asentamiento, si no también en la del reclutamiento. Hunt & Scheibling (1997) identifican una serie de causas

de mortalidad post-asentamiento: factores hidrodinámicos (Eckman, 1987), competencia por espacio y alimento (Guiñez & Castilla, 1999; Guiñez, 2005) o predación (Schiel, 2004; Rilov & Schiel, 2006a; 2006b), sobre las cuáles pueden intervenir ciertas características de las cuerdas colectoras. Las características físico-químicas del colector intervienen en la fortaleza de adhesión de la semilla, modificando la probabilidad de desprendimiento ante perturbaciones físicas (Lekang et al., 2003). El espacio ofertado en las distintas cuerdas colectoras condiciona los procesos de competencia por el espacio y la mortalidad asociada. Asimismo la complejidad de la estructura favorece la protección frente a predadores, reduciendo la mortalidad post-asentamiento (Moreno, 1995; Walters & Wetthey, 1996; Frandsen & Dolmer, 2002).

El objetivo del presente estudio es evaluar diferentes características del sustrato sobre la magnitud del asentamiento y reclutamiento. Para ello se evaluó la magnitud del asentamiento y reclutamiento en cuatro diseños de cuerdas colectoras en la Ría de Ares-Betanzos (Galicia; NO España). Además de las cuerdas colectoras tradicionales, se probaron cuerdas con diferente estructura y textura, con el fin de optimizar la obtención de semilla de mejillón en esta Ría.

5.2. Material y Métodos

5.2.1. Diseño Experimental

Se evaluaron cuatro diseños diferentes de cuerdas colectoras seleccionadas en función de su trenzado (compacto o con un complemento en bucle) y textura (filamentosa, no filamentosa), siguiendo el esquema descrito en la Tabla 5.1. Debido a la complejidad de estructura no fue posible realizar una cuantificación exacta de la

superficie ofertada en cada uno de los diseños de colector evaluados, aunque el trenzado con un complemento en bucle proporciona mayor superficie que el compacto.

Tabla 5.1. Nomenclatura empleada para designar los diseños de cuerdas colectoras evaluados en función del tipo de trenzado y textura.

Trenzado Textura	Compacta	En Bucle
	C-F	B-F
No Filamentosa	C-NF	B-NF

Las cuerdas denominadas C-NF, se corresponden con las cuerdas utilizadas habitualmente en el cultivo comercial de mejillón, las cuales están confeccionadas en nylon, mientras que en el resto de cuerdas evaluadas, el material empleado es polipropileno.

De cada uno de los tipos de colector se colocaron tres cuerdas de forma aleatoria en la proa de una batea situada en la localización de Arneta (Figura 1.2.). Las cuerdas se colocaron el 23 de marzo de 2006 y se mantuvieron hasta el momento de la “partida”, técnica de manejo que consiste en el desprendimiento del mejillón de las cuerdas colectoras para su introducción en el cultivo a menores densidades. Se efectuó un muestreo inicial para valorar el asentamiento acumulado durante los principales episodios de asentamiento (19 de julio de 2006) y un muestreo final durante el proceso de “partida” (3 de octubre de 2006). En el presente estudio, consideramos la “partida”, como el evento para la evaluación del reclutamiento, dado que es el momento en que los juveniles se incorporan al proceso de engorde en batea.

5.2.2. Muestreo de Mejillón

En cada muestreo se recogieron tres muestras de cada una de las cuerdas bajo seguimiento a una profundidad de entre 1 y 1,5 m. El muestreo de control del asentamiento consistió en el raspado de una superficie de 2 cm de longitud a lo largo de todo el diámetro de la cuerda. Las muestras recogidas se conservaron en alcohol al 70% hasta su procesamiento en laboratorio. Dado que en este raspado se arrastran fibras de los diferentes colectores, el mejillón fue desprendido de ellas utilizando una dilución de lejía al 20% (Davies, 1974), y un tratamiento en baño de ultrasonidos durante 5 min. A continuación la muestra se fraccionó mediante el lavado a través de un juego de 6 tamices de entre 125 y 2300 μm de luz de malla (125, 355, 600, 1000 y 2300 μm de apertura nominal), tras lo cual se secaron en estufa a 80°C para facilitar su conteo en lupa. La talla promedio de cada una de las fracciones se calculó mediante la medida en la lupa de la longitud del eje antero-posterior de entre 100 y 150 individuos de los retenidos en cada tamiz. Se asignó a cada tamiz una clase de talla correspondiente a la talla media de los individuos retenidos en él (<0,5, 0,9, 1,35, 1,80, 2,25 y >2,5 mm). La división por clases de talla permitió la elaboración de distribuciones de frecuencias y el cálculo de la talla ponderada mediante la fórmula: $L = \sum(C_L \cdot F) / N$ (Box et al., 1989), donde L es la longitud media de la concha, C_L es la clase de talla a la que pertenece el individuo, F es la frecuencia de individuos pertenecientes a dicha clase, y N es el número total de individuos.

El muestreo de control del reclutamiento consistió en el raspado de una superficie de 20 cm de longitud a lo largo de todo el diámetro de la cuerda a una profundidad de entre 1,5 y 2 m. La muestra se pesó y los individuos fueron contados para evaluar la densidad y medidos con un

calibre a lo largo del eje antero-posterior de la concha para el cálculo de la distribución de frecuencias. Las muestras se dividieron en clases de talla espaciadas cada 5 mm y se calculó la talla ponderada del mismo modo que en el muestreo de control del asentamiento.

5.2.3. *Análisis de datos*

El test de Levene no mostró problemas de homogeneidad de varianzas. El efecto del factor diseño del colector sobre la densidad (expresada en individuos por metro; indiv.m^{-1} o en kilos por metro de cuerda; kg m^{-1}) y la talla ponderada (mm) se testó mediante un ANOVA de 1 vía tanto en el control del asentamiento como en el del reclutamiento, utilizando el test de Tukey como prueba *post-hoc*.

En el asentamiento y reclutamiento se compararon las distribuciones de frecuencias por clases de talla entre los diferentes diseños de cuerdas colectoras mediante tablas de contingencia y utilizando el χ^2 como estadístico de contraste.

En el asentamiento se evaluó de forma independiente el efecto del factor diseño de colector sobre la densidad (indiv.m^{-1}) en cada una de las clases de talla correspondientes a las modas detectadas en las distribuciones de frecuencias.

Dado que la mortalidad y la emigración son dos fenómenos indistinguibles, se ha utilizado el término coeficiente de mortalidad instantánea (Z) para evaluar la pérdida neta de individuos durante el intervalo de muestreo, utilizando la expresión: $N_t = N_0 \cdot e^{-Zt}$ donde N_0 y N_t son el número de individuos por muestra al comienzo y final del intervalo de muestreo (t) expresado en días. Los coeficientes de mortalidad instantánea

fueron comparados entre diseños de colector mediante un ANOVA de una vía y el test de Tukey como prueba *post-hoc*. Para el tratamiento de los datos se ha utilizado el paquete estadístico Statistica 6.0.

5.3. Resultados

5.3.1. Asentamiento acumulado

El ANOVA de una vía (Tabla 5.2.) mostró un efecto significativo ($p < 0,001$) del factor diseño del colector (B-F, B-NF, C-F, C-NF) sobre la densidad de asentamiento. La prueba *post-hoc* mostró diferencias entre todos los colectores, registrándose las mayores densidades de asentamiento en las cuerdas en bucle filamentosas (B-F; 53.925 ± 4.625 indiv.m⁻¹), seguidas de las cuerdas en bucle no filamentosas (B-NF; 42.433 ± 5.525 indiv.m⁻¹), las cuerdas compactas filamentosas (C-F; 26.475 ± 3.875 indiv.m⁻¹) y las cuerdas compactas no filamentosas (C-NF; 13.033 ± 1.136 indiv.m⁻¹).

Con respecto a la talla de asentamiento, el ANOVA de una vía (Tabla 5.2.) mostró un efecto significativo ($p < 0,01$) del factor diseño del colector sobre esta variable, siendo la talla ponderada de la semilla procedente de los colectores en bucle no filamentosos (B-NF; $2,23 \pm 0,04$ mm) significativamente superior a la obtenida en el resto de colectores ($1,80 \pm 0,20$, $1,60 \pm 0,19$ y $1,53 \pm 0,08$ mm para C-F, C-NF y B-F respectivamente).

Tabla 5.2. ANOVAs de 1 vía evaluando la influencia de los diferentes diseños de colector sobre la densidad total (indiv.m^{-1}), la densidad de individuos de las clases de talla $< 0,5 \text{ mm}$ y $2,25 \text{ mm}$ y la talla ponderada en el asentamiento.

Fuentes de variación	g.l.	S.C.	M.C.	F	p
<i>Densidad total (indiv.m^{-1})</i>					
Diseño de Colector	3	$2,9 \times 10^9$	$9,6 \times 10^8$	56,54	$< 0,001$
<i>Densidad ($\text{indiv } < 0,5 \text{ mm m}^{-1}$)</i>					
Diseño de Colector	3	$2,8 \times 10^8$	$9,4 \times 10^7$	12,55	$< 0,01$
<i>Densidad ($\text{indiv } 2,25 \text{ mm m}^{-1}$)</i>					
Diseño de colector	3	$3,7 \times 10^8$	$1,2 \times 10^8$	38,02	$< 0,001$
<i>Talla (mm)</i>					
Diseño de colector	3	0,878	0,293	13,86	$< 0,01$

En la Figura 5.1. se muestran las distribuciones de frecuencias de clases de talla en el asentamiento para las distintos diseños evaluados. En todas las distribuciones de frecuencias se observó una distribución bimodal, siendo significativamente diferentes las distribuciones de todos los colectores (Tabla 5.3.). Las dos modas se correspondieron con la clase de talla menor de $0,5 \text{ mm}$ y la correspondiente a $2,25 \text{ mm}$ (Figura 5.1.). Debido a la existencia de diferencias en las distribuciones de frecuencias por talla entre los distintos diseños, se testó el efecto del tipo de cuerda colectora sobre la densidad de asentamiento en cada una de las modas detectadas. El ANOVA de una vía mostró un efecto significativo del factor diseño del colector sobre la densidad de asentamiento en ambas clases de talla (Tabla 5.2.). Respecto a la clase de talla inferior a $0,5 \text{ mm}$, las cuerdas en bucle filamentoso (B-F) presentaron densidades

(16.915 ± 2.831 indiv $<0,5$ mm m^{-1}) significativamente superiores a las del resto de colectores (9.125 ± 750 , 6.337 ± 4.413 y 4.028 ± 1.436 indiv $<0,5$ mm m^{-1} para B-NF, C-F y C-NF respectivamente). En cuanto a la clase de talla 2,25 mm, la prueba *post-hoc* mostró como las cuerdas en bucle no filamentoso (B-NF) presentaron valores de densidad (18.537 ± 3.113 indiv 2,25mm m^{-1}) significativamente superiores a los de los demás diseños (Tabla 5.2). Del mismo modo, las cuerdas en bucle filamentoso registraron densidades superiores a las cuerdas compactas no filamentosas (10.583 ± 1.248 y 3.636 ± 942 indiv 2,25 mm m^{-1} , B-F y C-NF respectivamente), mientras que ninguno de estos dos colectores presentaron diferencias significativas respecto a las densidades registradas en las cuerdas compactas filamentosas (C-F; 6.987 ± 888 indiv 2,25 mm m^{-1}).

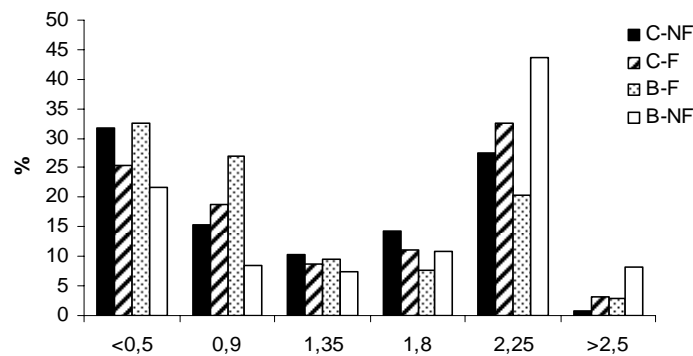


Figura 5.1. Distribución de frecuencias de clases de talla en el asentamiento para las diferentes cuerdas colectoras evaluadas.

Tabla 5.3. Resultados de los contrastes (χ^2) para la comparación par a par de las distribuciones de frecuencias en talla de los diferentes diseños de cuerda colectora en el asentamiento.

Diseño de colector		C-NF	C-F	B-F	B-NF
C-NF	χ^2	-	13,81	24,59	46,9
	p	-	< 0,05	< 0,001	< 0,001
C-F	χ^2	-	-	17,28	23,96
	p	-	-	<0,05	< 0,001
B-F	χ^2	-	-	-	69,68
	p	-	-	-	< 0,001
B-NF	χ^2	-	-	-	-
	p	-	-	-	-

5.3.2. Reclutamiento

El reclutamiento no pudo ser evaluado en las cuerdas colectoras compactas no filamentosas (C-NF) debido a la baja densidad de mejillón, su distribución irregular a lo largo de la cuerda y a la colonización masiva de bellotas de mar (*Chthamalus*). En cuanto a la densidad de reclutamiento en el resto de colectores, tanto expresada en indiv.m⁻¹ como en kg m⁻¹, el ANOVA de una vía (Tabla 5.4.) mostró un efecto significativo del factor diseño de colector. Respecto a la densidad expresada en indiv.m⁻¹ la prueba *post-hoc* mostró densidades superiores en las cuerdas en bucle filamentosas (B-F; 5.493±587 indiv.m⁻¹) respecto al resto de diseños (4.178±108 y 3.895±246 indiv.m⁻¹ para las cuerdas B-NF y C-F respectivamente). Sin embargo, respecto a la densidad en kg m⁻¹, las cuerdas en bucle no filamentosas (B-NF) mostraron densidades superiores (8,48±0,22 kg m⁻¹) al resto de colectores (3,11±0,44 y 2,83±0,13 Kg m⁻¹ para B-F y C-F respectivamente).

Tabla 5.4. ANOVAs de 1 vía evaluando la influencia de los diferentes diseños de colector sobre la talla ponderada y la densidad total en indiv.m^{-1} y kg m^{-1} en el reclutamiento, así como sobre los coeficientes de mortalidad.

Fuentes de variación	g.l.	S.C.	M.C	F	p
<i>Densidad (indiv.m^{-1})</i>					
Diseño de colector	2	4.366.694	2.183.347	15,73	<0,01
<i>Densidad (Kgm^{-1})</i>					
Diseño de colector	2	60,84	30,42	363,46	<0,001
<i>Talla (mm)</i>					
Diseño de colector	2	157,469	78,732	1385,10	<0,001
<i>Coefficiente Mortalidad (día^{-1})</i>					
Diseño de colector	2	$5,24 \times 10^{-5}$	$2,62 \times 10^{-5}$	$7,59 \times 10^{-5}$	<0,05

Las diferencias observadas en la valoración del reclutamiento según las unidades de densidad utilizadas, están en relación con las diferencias registradas en la talla ponderada de los individuos respecto al diseño del colector (Tabla 5.4.). La prueba *post-hoc* mostró como la semilla procedente de las cuerdas en bucle no filamentosos (B-NF) presentaba una talla ponderada ($25,95 \pm 0,21$ mm) superior a la del resto de colectores ($17,71 \pm 0,16$ y $16,56 \pm 0,32$ mm para C-F y B-F respectivamente), la cual difería a su vez, entre ambos diseños. Las diferencias observadas en la talla ponderada se reflejan en las distribuciones de frecuencia de clases de talla para cada una de los diseños de colector evaluados (Figura 5.2; Tabla 5.5.).

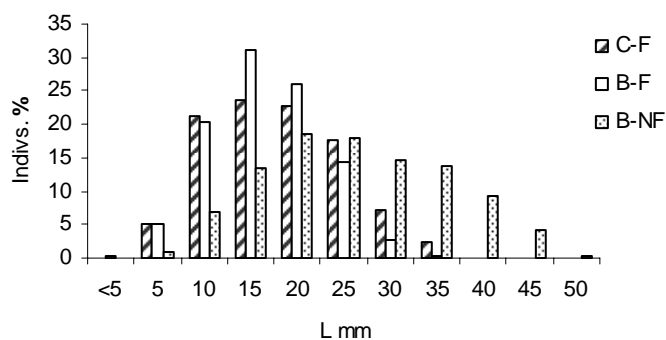


Figura 5.2. Distribución de frecuencias de clases de talla en el reclutamiento para las diferentes cuerdas colectoras evaluadas.

Tabla 5.5. Resultados de los contrastes (χ^2) para la comparación par a par de las distribuciones de frecuencias en talla de las diferentes cuerdas colectoras en el reclutamiento.

Diseño de colector		C-F	B-F	B-NF
C-F	χ^2	-	28,25	182,58
	p	-	<0,001	<0,001
B-F	χ^2	-	-	260,53
	p	-	-	<0,001
B-NF	χ^2	-	-	-
	p	-	-	-

En cuanto a los coeficientes de mortalidad, se observaron diferencias significativas respecto al diseño de colector (ANOVA; Tabla 5.4.) El análisis post-hoc mostró coeficientes significativamente inferiores ($0,025 \pm 0,0025 \text{ día}^{-1}$) en las cuerdas compactas y filamentosas respecto al resto de colectores ($0,030 \pm 0,0021$ y $0,030 \pm 0,0003 \text{ día}^{-1}$ para B-NF y B-F, respectivamente), los cuales mostraron valores similares entre si (ANOVA, Tabla 5.4.). El análisis de correlación de Pearson mostró una

relación positiva entre densidad de asentamiento y el coeficiente de mortalidad ($r = 0,83$, $p = 0,005$, $n = 3$).

5.4. Discusión

Uno de los factores determinantes en la magnitud del asentamiento en cuerdas colectoras es la superficie ofertada (Walter & Liebezeit, 2003). El complemento en bucle de las cuerdas colectores supone un incremento de superficie, que podría explicar las mayores densidades de asentamiento registradas en dichos colectores con respecto a aquellos de trenzado compacto. Aunque algunos estudios hablan de un efecto de “intensificación” del asentamiento cuanto menor sea el área disponible (Pineda & Caswell, 1997), nuestros resultados muestran una relación directa entre la superficie ofertada y la densidad de asentamiento. Otro factor importante es la textura de las cuerdas. Se observaron densidades de asentamiento superiores en los diseños de colector de textura filamentosa, de acuerdo a la preferencia por estos sustratos en el género *Mytilus*, el cual se encuentra ampliamente documentado (Lutz & Kennish, 1992; Pulfrich, 1996; Harvey & Bourget, 1997; Alfaro & Jeffs, 2002).

En cuanto a la distribución de frecuencias de tallas en el asentamiento, en todas las cuerdas colectoras pueden observarse dos modas (clase de talla $<0,5$ mm y la correspondiente a 2,25 mm), indicativas de la presencia de dos pulsos de asentamiento. Dichos pulsos de asentamiento se corresponden con los descritos en el capítulo 1 de la presente memoria. Sin embargo, se observaron diferencias en la distribución de frecuencias respecto al tipo de colector. Las cuerdas con bucle no filamentoso presentaron tallas ponderadas superiores a las del resto de colectores, lo cual es reflejo de una mayor densidad de individuos en la moda de talla

superior (Tabla 5.2.). Sin embargo, respecto a la moda de clase de talla inferior ($<0,5$ mm) se observaron densidades de asentamiento superiores en las cuerdas con bucle filamentosos (B-F). Estos resultados podrían indicar la existencia de un asentamiento primario preferencial sobre sustratos filamentosos. Diversos estudios han mostrado la existencia de asentamientos diferenciales en función de la talla respecto a sustratos morfológicamente distintos (Bayne, 1964; Pulfrich, 1996, Buchanan & Babcock, 1997; Harvey & Bourgent, 1997 Alfaro & Jeffs, 2002) sugiriendo preferencia de los sustratos filamentosos durante el asentamiento primario de *Mytilus*. De todos modos, las diferencias observadas respecto a la talla podrían deberse a una mortalidad diferencial entre colectores. En este sentido, Rilov & Schiel (2006a), comparando el asentamiento de mejillón entre zonas con diferente abundancia de predadores observaron mayor densidad de “reclutas tardíos” (>5 mm) en las áreas donde la presión predatora era menor, mientras que la densidades de individuos recientemente asentados (<5 mm) era similar entre localizaciones. Hunt & Mullineaux (2002), obtuvieron resultados similares en un experimento de exclusión de predadores con *Mya arenaria*, y sugirieron la existencia de una talla umbral a partir de la cual los individuos recientemente asentados son vulnerables a la predación, y una talla refugio a partir de la cual dejan de ser una presa potencial.

La predación es un factor importante en la regulación de la tasa de mortalidad post-asentamiento, llegando a ser el responsable de hasta el 100% de la mortalidad, tal y como observamos en la pérdida total de los individuos asentados en las cuerdas compactas no filamentosas (C-NF) en el muestreo de control del reclutamiento. Además de afectar a la

densidad de reclutamiento, la presencia de predadores podría alterar la distribución de frecuencias de tallas de la población, mediante una presión selectiva sobre los individuos de mayor tamaño. La predación por peces sobre semilla de moluscos está ampliamente documentada (Crooks, 2002; Bartsch et al., 2005; Rilov & Schiel, 2006a; 2006b) y constituye una de las causas de mortalidad en parques de cultivo (Schiel, 2004; Morrissey et al., 2006). Este hecho cobra mayor importancia en la Ría de Ares-Betanzos donde la obtención de semilla se encuentra principalmente limitada por la predación por peces (Peteiro et al. 2007). La complejidad del trenzado de las cuerdas colectoras podría contribuir a la creación de refugios, los cuales reducen la mortalidad post-asentamiento derivada de alteraciones físicas del medio (Shanks & Wright, 1986 Guichard et al., 2003) o de la predación (Walters & Wetthey, 1996; Frandsen & Dolmer, 2002). Nuestros resultados mostraron tallas superiores en las cuerdas de trenzado en bucle rígido (B-NF), lo cual podría guardar relación con un menor efecto de la predación debido a la protección que los bucles rígidos pudieran ofertar. Aunque la hipótesis de una predación diferencial sobre los colectores podría explicar la ausencia de individuos grandes en los colectores con menor protección frente a los predadores, no se puede descartar la posibilidad de un asentamiento diferencial de las larvas en función de la talla, de modo que la estructura de tallas se mantenga hasta el reclutamiento.

Además de la mortalidad directa por efecto de la predación, existen desprendimientos asociados al comportamiento alimentario de los peces. La complejidad de la estructura podría favorecer el anclaje de los individuos (Curiel & Cáceres-Martinez, 1999), disminuyendo los desprendimientos y por tanto la tasa de mortalidad post-asentamiento.

Este podría ser el motivo del bajo reclutamiento registrado (no evaluable) en las cuerdas compactas no filamentosas (C-NF) frente a las cuerdas de igual trenzado pero estructura filamentosa. Si bien no se puede descartar el posible efecto de la composición química sobre la fortaleza del anclaje de los individuos (Lekang et al., 2003), dado que las cuerdas compactas no filamentosas (C-NF), son las únicas compuestas de nylon.

Otra de las principales causas de la mortalidad post-asentamiento se debe al fenómeno natural de auto raleo ligado al crecimiento de los individuos a elevadas densidades (Connell, 1985; Guiñez & Castilla, 1999; Alunno-Bruscia et al., 2000; Guiñez, 2005). Esta relación inversa entre biomasa y número de individuos por unidad de superficie se debe a restricciones de espacio y alimento que provocan un ajuste del reclutamiento a dichas limitaciones (Guiñez & Castilla, 1999; Guiñez, 2005; Filgueira et al., 2008). Esto se reflejaría en nuestros resultados, a través de la correlación positiva y significativa entre tasa de mortalidad y densidad de asentamiento, lo cual conlleva la aproximación de las densidades de reclutamiento entre colectores. Aunque las cuerdas en bucle filamentosas (B-F) mantienen, al igual que en el asentamiento, densidades significativamente superiores al resto, la tasa de mortalidad es superior a la observada en las cuerdas que presentaban menor densidad de asentamiento (Tabla 5.4.), lo cual señala la existencia de procesos denso-dependientes en el control de la mortalidad post-asentamiento.

En definitiva, las cuerdas que presentaron mejores rendimientos en densidad de asentamiento de semilla de mejillón son aquellas que ofertan mayor superficie, si bien la estructura filamentosa tiende a incrementar el número de individuos asentados. Respecto a la densidad de reclutamiento, no se encuentra únicamente influenciada por la densidad de asentamiento,

sino que la competencia intra-específica y la predación parecen ser los principales mecanismos reguladores de este proceso. De todos modos el comportamiento altamente móvil de los individuos en esta fase de su ciclo vital podría interferir en dicha relación (Hunt & Scheibling, 1998). Por otro lado, las cuerdas con bucles no filamentosos presentaron las tallas de reclutamiento más elevadas. Esto podría estar relacionado con una selección diferencial del sustrato en función del tamaño de las larvas o con una mortalidad diferencial relacionada con la predación selectiva sobre una determinada clase de talla.

Capítulo 6. Mortalidad post-asentamiento de *Mytilus galloprovincialis*: predación y procesos densodependientes.

Resumen

La predación por peces interfiere en la dinámica poblacional del mejillón mediante la predación de juveniles, en numerosas áreas dedicada al cultivo de mejillón. En el presente estudio se evaluó el impacto de la predación por peces en el reclutamiento de semilla de mejillón en cultivo suspendido. Para ello se evaluó el reclutamiento en dos long-lines contiguos con y sin exclusión de los predadores. Además se evaluaron de nuevo los cuatro diseños de cuerdas colectoras descritos en el capítulo anterior para testar el efecto que las características físicas de esas cuerdas podrían ejercer sobre la magnitud de la predación por peces.

Las cuerdas expuestas a la predación mostraron descensos de entre el 40 y el 60% respecto a las cuerdas protegidas, excepto en el caso del diseño con bucles no filamentosos (B-NF), el cual mostró densidades similares en ambos tratamientos. Estos resultados ponen de manifiesto el efecto de la predación sobre el control del tamaño de la población.

En el long-line expuesto a la predación se observaron diferencias en la densidad de reclutamiento entre los diseños de colector, lo que debe hacer referencia al diferente grado de protección que suministra cada uno de los diseños de colector a la predación por peces. La complejidad estructural y la textura pueden contribuir a incrementar la fortaleza del anclaje de los individuos y proporcionar refugios frente a la predación. Sin embargo, en las cuerdas que se protegieron de la predación se observaron densidades de reclutamiento homogéneas entre los distintos diseños de colector. La homogeneidad de densidades sugiere que en ausencia de predadores, las limitaciones de espacio y/o alimento del área de estudio se convierten en el principal factor regulador de la densidad de la población.

6.1.Introducción

La predación por peces sobre moluscos está ampliamente documentada (Crooks, 2002; Bartsch et al., 2005; Rilov & Schiel, 2006a; 2006b) y constituye una de las principales causas de mortalidad de “semilla” en cultivo suspendido donde se encuentra fácilmente accesible (Hortle & Cropp, 1987; Schiel, 2004). Los sistemas de cultivo suspendido constituyen estructuras tridimensionales complejas a las que suelen estar asociadas comunidades de peces (Dempster & Kingsford, 2003; Morrissey et al., 2006). El tamaño relativamente grande de los peces junto con su rápida capacidad de movimientos, los convierte en predadores más efectivos que los propios del intermareal rocoso para la escala espacial que afectaría a los parques de cultivo (Robles & Robb, 1993; Rilov & Schiel, 2006a; 2006b). En nuestra área de estudio, la Ría de Ares-Betanzos, es común que a comienzos del verano se produzcan abundantes pérdidas de semilla de mejillón debido a la acción predatora de las chepas (*Spondyllosoma cantharus*; Filgueira et al., 2007, Peteiro et al., 2007). *Spondyllosoma cantharus* pertenece a la familia Sparidae y tiene una distribución estacional, caracterizada por migraciones a aguas costeras durante el verano (Perodou & Nedelec, 1980 en Gonçalves & Erzini, 2000; Veiga et al., 2006). Todos los individuos pertenecientes a la familia Sparidae son clasificados como predadores generalistas, que se alimentan de un modo oportunista sobre una amplia variedad de presas (Gamito et al., 2003; Pita et al., 2002), entre las que se encuentran los juveniles de mejillón (Brehmer et al., 2003).

El diseño de las cuerdas colectoras puede interferir en la magnitud de la predación (Filgueira et al., 2007). La complejidad estructural puede promover la creación de refugios frente a los predadores (Moreno, 1995;

Walters & Wethey, 1996; Frandsen & Dolmer, 2002; Lekang et al., 2003; Filgueira et al., 2007). Además, la textura, así como otras características físicoquímicas de las cuerdas colectoras, pueden alterar la fortaleza del anclaje de los juveniles, modificando por tanto la probabilidad de ser desprendidos por alteraciones físicas (Lekang et al., 2003).

El objetivo del presente estudio es evaluar el efecto de la predación por peces sobre la magnitud del reclutamiento de *Mytilus galloprovincialis* y el grado de interferencia de las características del sustrato de asentamiento sobre la predación. Para ello se desarrolló una experiencia de exclusión de predadores, en el que además se evaluaron cuatro diseños de cuerda colectora con diferente textura y complejidad estructural.

6.2. Material y Métodos

Además de las cuerdas tradicionalmente empleadas en el cultivo industrial de mejillón (compactas y no filamentosas; C-NF) se evaluaron tres diseños de cuerdas colectoras con diferente trenzado y textura: cuerdas con un complemento de bucles filamentosos (B-F), cuerdas con un complemento de bucles no filamentosos (B-NF) y cuerdas compactas y filamentosas (C-F). El 8 de febrero de 2007, se colocaron aleatoriamente 6 cuerdas de cada tipo en la proa de una batea situada en Arnela (Figura 1.2.).

El 30 de mayo de 2007, se tomaron dos muestras de cada cuerda para cuantificar la densidad del asentamiento acumulado hasta la fecha, así como la talla. Cada muestra consistió en el raspado de una superficie de 2 cm de longitud a lo largo de todo el diámetro de la cuerda a una profundidad de entre 1 y 1,5 m. El tratamiento de las muestras fue

análogo al descrito en el capítulo anterior. El efecto del factor aleatorio “cuerda” y del factor fijo “diseño de colector” sobre la densidad (indiv.m^{-1}) y la talla (mm) se testó mediante un ANOVA factorial. Los valores de densidad se transformaron mediante la raíz cuadrada para cumplir la asunción de homogeneidad de varianzas (test de Levene). Como prueba post-hoc se utilizó el test de Tukey. No se detectó un efecto significativo del factor aleatorio “cuerda” ni de su interacción con el factor fijo “diseño de colector”, de modo que tres cuerdas de cada diseño fueron aleatoriamente seleccionadas y trasladadas a un long-line contiguo (25 m de separación entre ambos), el cuál se rodeó por una red para proteger las cuerdas de la predación por peces.

Cuando la semilla asentada en los colectores alcanzó tallas en torno a los 15-20 mm, se llevó a cabo la “partida” (11 de septiembre de 2007) y se realizó un nuevo muestreo, el cuál consideramos como muestreo de control del reclutamiento. En este muestreo se tomaron dos muestras de cada una de las cuerdas bajo seguimiento a una profundidad de entre 1,5 y 2 m. El tratamiento de las muestras fue análogo al descrito en el capítulo anterior. El efecto de los factores fijos “protección” frente a la predación y “diseño de colector” sobre la densidad (indiv.m^{-1}) y la talla (mm) de reclutamiento fueron testados mediante un ANOVA factorial. Los valores de densidad fueron transformados mediante la raíz cuadrada para cumplir la asunción de homogeneidad de varianzas (test de Levene). Como análisis post-hoc se utilizó el test de Tukey. Para el tratamiento de los datos se ha utilizado el paquete estadístico Statistica 6.0.

6.3. Resultados

Los resultados del ANOVA mostraron un efecto significativo del factor fijo diseño de colector sobre la densidad de asentamiento ($p < 0,001$; Tabla 6.1. y 6.2.) previo al traslado de las cuerdas al long-line protegido (30 de Mayo de 2007). El análisis post-hoc mostró densidades significativamente superiores en las cuerdas con complemento en bucle (194.642 ± 41.162 y 174.950 ± 43.801 indiv. m^{-1} para los diseños B-NF y B-F respectivamente) respecto a las cuerdas compactas (131.700 ± 27.775 y 49.222 ± 6.725 indiv. m^{-1} para los diseños C-F y C-NF respectivamente), las cuales presentaron a su vez diferencias significativas entre sí (Tabla 6.1. y 6.2.). Con respecto a la talla no se detectaron diferencias entre los diferentes diseños de colector ($p = 0,921$; Tabla 6.1. y 6.2.).

Tabla 6.1. Valores medios y desviación típica de la talla (mm) y la densidad (indiv. m^{-1}) en cada diseño de colector (compacto no filamentosos; C-NF; compacto filamentosos; C-F; bucle filamentosos B-F y bucle no filamentosos B-NF), previo al traslado al long-line protegido (30 de Mayo de 2007) y en el muestreo de control del reclutamiento (11 de septiembre de 2007) para los tratamientos de exclusión o exposición a la predación por peces.

<i>Asentamiento acumulado</i>	Diseño de colector			
	C-NF	C-F	B-F	B-NF
Densidad (indiv. m^{-1})	49.222 \pm 6.725	131.700 \pm 27.775	174.950 \pm 43.801	194.642 \pm 41.162
Longitud (mm)	1,25 \pm 0,02	1,25 \pm 0,02	1,26 \pm 0,01	1,25 \pm 0,02
<i>Reclutamiento</i>				
<i>Long-line protegido</i>				
Densidad (indiv. m^{-1})	8.663 \pm 914	8.617 \pm 832	8.910 \pm 197	9.104 \pm 316
Longitud (mm)	21,68 \pm 1,09	21,82 \pm 0,97	20,91 \pm 0,88	20,16 \pm 0,82
<i>Long-line expuesto</i>				
Densidad (indiv. m^{-1})	3.625 \pm 355	4.969 \pm 195	5.547 \pm 1.067	7.855 \pm 375
Longitud (mm)	20,69 \pm 1,04	21,90 \pm 1,01	21,81 \pm 0,69	21,24 \pm 1,53

En cuanto al muestreo de evaluación del reclutamiento, el ANOVA factorial no mostró un efecto significativo de los factores fijos protección y diseño ni de su interacción sobre la talla ($p>0,05$; Tabla 6.1. y 6.2.), al contrario que sobre la densidad (indiv.m^{-1}), respecto a la cuál todos estos factores resultaron significativos ($p<0,001$; Tabla 6.2. y Figura 6.1.).

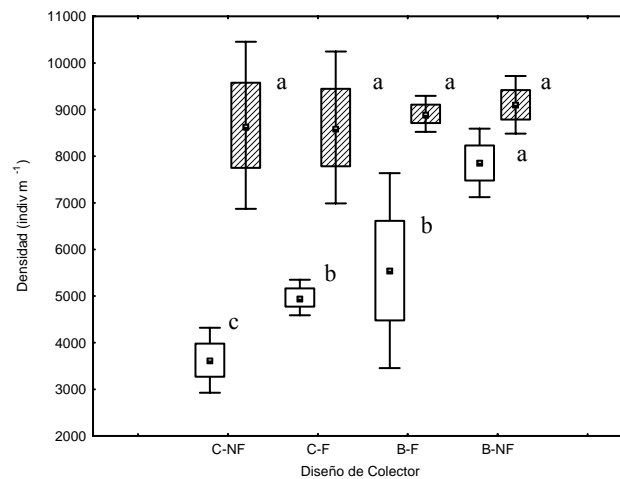


Figura 6.1. Medias y desviación típica de la densidad de reclutamiento en cada uno de los diseños de colector y de los tratamientos de exclusión (entramado) o exposición (liso) a la predación por peces. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0.05$; Test de Tukey para la interacción entre factores).

El análisis post-hoc muestra valores de densidad de reclutamiento similares para todos los diseños de colector evaluados dentro del long-line protegido ($p>0,05$; Figura 6.1.). Respecto a las cuerdas expuestas a la predación, excluyendo el diseño B-NF, las densidades observadas fueron significativamente inferiores a las registradas dentro del long-line protegido (Tabla 6.2. y Figura 6.1.), aunque dicha reducción varió en función del diseño del colector. Las cuerdas C-NF expuestas a la predación mostraron las densidades más bajas ($p<0,001$; Figura 6.1.) y

por tanto la mayor reducción respecto a las cuerdas protegidas (58,16%). Los diseños B-F y C-F que permanecieron expuestos mostraron una reducción similar entre ellas respecto a las observadas en el interior del long-line protegido (42,33 y 37,75 % para C-F y B-F respectivamente). Con respecto al diseño B-NF, no se observaron reducciones significativas en la densidad registrada en las cuerdas expuestas respecto a las protegidas (Figura 6.1.).

Tabla 6.2. (A) ANOVA factorial para determinar el efecto del factor fijo diseño de colector (compacto no filamentosos; C-NF; compacto filamentosos; C-F; bucle no filamentosos B-NF y bucle no filamentosos B-NF) y el factor aleatorio cuerda sobre la densidad y la talla previo a la transferencia de las cuerdas al long-line protegido (30 de mayo de 2007). (B) ANOVA factorial para determinar el efecto del tratamiento de protección (protegido o expuesto a la predación por peces) y del diseño de colector sobre la densidad y la talla de reclutamiento (11 de Septiembre de 2007)

A Previo al tratamiento de exclusión

Fuentes variación	g.l.	Densidad (indiv. m ⁻¹)				p	g.l.	Talla (mm)				p
		S.C.	M.C.	F				S.C.	M.C.	F		
Diseño (factor fijo)	3	342.079	114.026	87,9	<0,001		3	0,0002	0,00008	0,3		0,839
Cuerda (factor aleatorio)	5	1.402	280	0,2	0,952		5	0,0020	0,00039	1,4		0,271
Diseño * Cuerda	15	38.844	2.590	2,0	0,063		15	0,0065	0,00043	1,5		0,184
Error	24	31.136	1.297				24	0,0069	0,00029			

B Reclutamiento

Fuentes variación	g.l.	Densidad (indiv. m ⁻¹)				p	g.l.	Talla (mm)				p
		S.C.	M.C.	F				S.C.	M.C.	F		
Protección (factor fijo)	1	5.052	5.052	344,1	<0,001		1	0,85	0,85	0,8		0,377
Diseño (factor fijo)	3	1.497	499	34,0	<0,001		3	8,32	2,77	2,6		0,065
Protección * Diseño	3	1.029	343	23,4	<0,001		3	8,12	2,71	2,6		0,069
Error	40	587	15				40	42,48	1,06			

5.4. Discusión

En los últimos años la obtención de semilla de mejillón en nuestra área de estudio se ha visto afectada de forma importante por la predación por parte de las “Chepas” (*Spondyliosoma cantharus* ; Filgueira et al., 2007; Peteiro et al., 2007) debido al acoplamiento entre la época de asentamiento larvario del mejillón y la llegada de estos peces a la costa durante el verano (Faria & Almada, 2006; Reina-Hervás & Serrano 1987, Veiga et al., 2006). La distribución de *Spondyliosoma cantharus* se caracteriza por migraciones a zonas someras durante la época estival (Perodou & Nedelec, 1980 en Gonçalves & Erzini, 2000; Veiga et al., 2006), época en la cual, se registran las mayores densidades de individuos de mejillón recientemente asentados (Peteiro et al., 2007, Capítulos 2 y 3).

La predación por peces es uno de los principales motivos de mortalidad de semilla en el cultivo comercial de bivalvos (Hortle & Cropp, 1987), siendo principalmente importante en el caso del mejillón (Brehmer et al., 2003; Hayden, 1995 en Schiel, 2004). Los resultados del presente trabajo muestran que la exclusión de la predación por peces puede suponer un incremento de hasta el 60% en la densidad de reclutamiento dependiendo del diseño del colector. Existen otras causas de mortalidad post-asentamiento (Hunt & Scheibling, 1997), pero el diseño experimental del presente estudio, en el cual todas las cuerdas fueron colocadas en la misma localización, con condiciones tróficas e hidrodinámicas idénticas, permite adscribir las diferencias observadas entre las cuerdas protegidas y las expuestas al efecto de la competencia intra-específica y la predación por peces.

Además del efecto de la exclusión de los predadores sobre la magnitud del reclutamiento, el diseño del colector también interfirió en el efecto de la predación. Las cuerdas tradicionales (C-NF) que permanecieron expuestas a los predadores mostraron las densidades de reclutamiento más bajas, lo que supuso una reducción en la densidad respecto a las cuerdas protegidas del 58%. Los diseños con textura filamentosa (C-F y B-F) que estuvieron expuestos a la predación mostraron una reducción significativamente inferior ($\approx 40\%$). Las superficies filamentosas proporcionan un mayor número de puntos de anclaje para la semilla de mejillón (Pulfrich, 1996), lo cual puede disminuir los desprendimientos asociados a la predación por peces. De todos modos, sólo el diseño con bucles no filamentosos (B-NF) mostró densidades de reclutamiento similares en ambos tratamientos (con o sin exclusión de los predadores). Los bucles no filamentosos presentan cierta rigidez que puede proporcionar un refugio más efectivo frente a los predadores, tal como sugirió Filgueira et al. (2007). Los sustratos complejos y heterogéneos reducen la presión de la predación y las perturbaciones físicas asociadas mediante el incremento del número de refugios espaciales que proporcionan (Shanks & Wright, 1986; Walters & Wethey, 1996; Frandsen & Dolmer, 2002). Dado que los peces se alimentan preferencialmente de individuos de talla inferior a los 15 mm (Rilov & Schiel, 2006a; 2006b), la estructura en bucles puede proporcionar refugios espaciales para los individuos recientemente asentados hasta que alcancen la “talla refugio”, reduciendo considerablemente la mortalidad asociada a la predación.

Por otro lado, un incremento en la densidad de mejillón debido a una mayor supervivencia, puede intensificar la competencia intra-específica

debida a las limitaciones de espacio y alimento. Dicho proceso puede observarse en el presente estudio, a través de la homogenización de la densidad de reclutamiento entre los diseños en que se excluyó la predación, pese a las diferencias observadas entre ellos antes de su traslado al long-line protegido. El incremento del tamaño de los individuos implica un incremento en los requerimientos de espacio y alimento. El proceso de auto-raleo describe la relación negativa entre el tamaño corporal y la densidad de la población cuando la tasa de crecimiento implica mortalidad por competencia intra-específica (Westoby, 1984; Guiñez & Castilla, 1999; Guiñez, 2005; Filgueira et al., 2008). Este mecanismo ajusta la biomasa de la población a la capacidad de carga del ecosistema y ha sido observado en la regulación de la densidad en el cultivo industrial de mejillón (Filgueira et al., 2008). En el long-line protegido, la correlación negativa entre la densidad de reclutamiento y la talla ($N=24$, $r=-0,665$, $p<0,001$) sugiere que la regulación de la población está basada en procesos de auto-raleo. En este sentido, la homogenización de la densidad entre los diferentes diseños de colector en el long-line protegido podría explicarse mediante una mayor presión de la competencia intra-específica en aquellos diseños que mostraron mayores densidades de asentamiento. El que las densidades de reclutamiento sean homogéneas indica la existencia de un equilibrio de la población, en que la densidad de la misma se encuentra limitada por la capacidad de carga del sistema. Por el contrario, en el long-line expuesto a los predadores, las densidades de reclutamiento no se igualaron entre los diferentes diseños de colector, si no que mantuvieron las diferencias observadas en el asentamiento. El mantenimiento del patrón de densidades observado en el asentamiento, sugiere que la mortalidad post-

asentamiento es denso-independiente (Connell, 1985). La reducción de la densidad por medio de la predación, implica una relajación de la competencia intra-específica, lo cual explicaría la falta de significación entre la talla y la densidad de reclutamiento en las cuerdas expuestas a los predadores ($N=24$, $r=0,152$, $p=0,478$).

En definitiva, el reclutamiento larvario de *Mytilus galloprovincialis* en la Ría de Ares-Betanzos, no parece estar limitado por la magnitud del asentamiento larvario. En condiciones naturales la predación por peces es el principal factor limitante del reclutamiento, lo que se conoce como regulación “top-down” (Roughgarden et al., 1994), e interfiere con la dinámica poblacional del mejillón independientemente de su densidad. Las características físicas de las cuerdas colectoras pueden favorecer la creación de refugios espaciales para la semilla de mejillón, los cuales suponen un incremento en la supervivencia en las áreas donde la predación por peces es una causa importante de mortalidad post-asentamiento. La exclusión de la predación, provoca la aparición de fenómenos de competencia intra-específica debidos a las limitaciones de espacio y/o alimento que limitan el tamaño de la población de acuerdo a la capacidad de carga del ecosistema (regulación “bottom-up”; Roughgarden et al., 1994).

7. Conclusiones generales

7.1. Conclusiones

El cultivo de mejillón es de una gran importancia socio-económica en Galicia y se encuentra sustentado sobre la obtención de juveniles en el medio natural (Labarta, 2004). La magnitud del reclutamiento, es una pieza clave en la dinámica poblacional de los organismos bentónicos, de modo que un correcto conocimiento de los procesos que lo determinan es imprescindible para el desarrollo de estrategias de manejo y explotación adecuadas sobre este recurso (Navarrete et al., 2005).

El reclutamiento es un proceso complejo, determinado por múltiples factores operando e interactuando en diferentes hábitats y a escalas espaciales y temporales diversas (Pineda et al., 2009). De todos modos, muchos de estos procesos pueden inferirse a través del estudio de los patrones de asentamiento larvario (Pineda, 2000). A través de este método indirecto, en la presente memoria se evaluaron una serie de procesos pre- y post-asentamiento que regulan la dinámica del reclutamiento de *Mytilus galloprovincialis* en cultivo suspendido en la Ría de Ares-Betanzos. En base a los resultados obtenidos se establecieron las siguientes conclusiones:

El asentamiento de *M. galloprovincialis* se concentra en la Ría de Ares-Betanzos entre finales de primavera y comienzos del otoño. El patrón temporal del asentamiento larvario se caracterizó por varios pulsos de asentamiento con un descenso progresivo en densidad, los cuales pueden estar relacionados con episodios de puesta sucesivos y con el transporte de agregados hacia la costa.

El asentamiento mostró una elevada sincronía entre las localizaciones de estudio, lo cuál es indicativo de la existencia de un mecanismo de transporte común hacia la costa, que parece estar relacionada con el

índice de afloramiento. La magnitud del asentamiento fue superior en superficie, lo que señala una distribución larvaria preferencial análoga. Esta distribución en la vertical, es consistente con la hipótesis de acumulación de larvas en el frente de afloramiento durante los episodios de afloramiento y su desplazamiento hacia la costa durante los eventos de relajación/hundimiento.

El índice de afloramiento mostró un óptimo en relación con la abundancia del asentamiento ($\approx 300 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ km}^{-1}$) que se corresponde con los valores medios de la época de afloramiento en las Rías gallegas. La existencia de un óptimo a valores intermedios de afloramiento parece señalar la importancia de la intermitencia de los pulsos de afloramiento-relajación/hundimiento para limitar la dispersión larvaria y proporcionar abundante alimento para el desarrollo larvario.

La abundancia del asentamiento mostró una relación lineal con el pH, que es un indicador de producción neta del sistema, lo cuál sugiere que el éxito del asentamiento se encuentra en gran parte condicionado por la abundancia de alimento que limita la velocidad del desarrollo larvario y el estado fisiológico de las larvas para superar la metamorfosis.

La estratificación térmica, delimita la extensión de la temporada de asentamiento larvario y es la variable que condiciona en mayor medida la magnitud del asentamiento. Esta variable guarda una estrecha relación con la concentración de alimento, el índice de afloramiento, la temperatura y la distribución en la vertical de las larvas, todas ellas variables que condicionan el transporte y supervivencia larvaria, de modo que la estratificación térmica podría funcionar a modo de señal reguladora de la duración de los estadios planctónicos.

La heterogeneidad espacial observada respecto a la magnitud del asentamiento, parece deberse a diferencias en el suministro larvario entre localizaciones derivadas de la magnitud del forzamiento del viento sobre la circulación residual, la topografía local y la estructura de la metapoblación. Las mayores densidades de asentamiento se registraron en la zona más externa de la costa Norte (Miranda), donde la acción del viento parece contribuir a la relación fuente-sumidero observada entre las localizaciones de Lorbé y Miranda. La zona interna de la Ría (Arnela y Redes) parece presentar una mayor capacidad de retención larvaria, debido a un menor forzamiento del viento sobre su corriente residual, lo que contribuiría al intercambio larvario entre Arnela y Redes, que presentaron densidades de asentamiento similares.

Se observó un incremento en la densidad del asentamiento con la superficie ofertada, lo que sugiere que el transporte larvario hacia hábitats adecuados no es limitante en el proceso de asentamiento.

En cuanto a las características bióticas del sustrato de asentamiento, se observó como los biofilms microbianos que se desarrollan de forma natural en la Ría presentaron capacidad inductiva sobre el asentamiento de *Mytilus galloprovincialis*. Dicha capacidad se incrementó con la edad del biofilm, hasta superar los 40 días de desarrollo, momento en que se estabilizó.

La textura filamentosa en los sustratos de asentamiento, parece favorecer la magnitud del mismo, aunque también condiciona la talla de los individuos asentados. Dichas diferencias podrían guardar relación con una selección preferencial de sustratos filamentosos por parte de los individuos más pequeños ($<0,5$ mm) o a una supervivencia menor sobre

dichos sustratos de los individuos más grandes (2,25 mm), lo cuál podría estar relacionado con la predación por peces.

La predación por peces es el principal factor condicionante del reclutamiento en la Ría de Ares-Betanzos, ejerciendo lo que se conoce como regulación “top-down”. La exclusión de los predadores supone incrementos en la magnitud del reclutamiento de hasta el 60%.

La heterogeneidad y textura del sustrato de asentamiento puede interferir en el efecto de la predación, proporcionando refugios y/o un mayor número de lugares de anclaje para los individuos que permitan reducir la mortalidad post-asentamiento derivada de la predación por peces.

La exclusión de la predación por peces, favorece la aparición de fenómenos de competencia intra-específica debida a la elevada densidad de asentamiento y a las limitaciones de espacio y/o alimento. Dichas limitaciones provocan que la regulación de la población pase a estar controlada por la capacidad de carga del ecosistema, lo que se conoce como regulación “bottom-up”.

Bibliografia

- Alfaro, A.C. (2005) Effect of water flow and oxygen concentration on early settlement of the New Zealand green-lipped mussel, *Perna canaliculus*. *Aquaculture*, 246: 285-294.
- Alfaro, A.C. (2006) Population dynamics of the green-lipped mussel, *Perna canaliculus*, at various spatial and temporal scales in northern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 334: 294-315.
- Alfaro, A.C., Jeffs, A.G. (2002) Small-scale mussel settlement patterns within morphologically distinct substrata at Ninety Mile Beach, Northern New Zealand. *Malacologia*, 44: 1-15.
- Alfaro, A.C., Copp, B.R., Appleton, D.R., Kelly, S. & Jeffs, A.G. (2006) Chemical cues promote settlement in larvae of the green-lipped mussel, *Perna canaliculus*. *Aquaculture International*, 14: 405-412.
- Alfred, N., Ista, L.K., Callow, M.E., Callow, J.A., Lopez, G.P., Clare, A.S. (2005) Mussel (*Mytilus edulis*) byssus deposition in response to variations in surface wettability. *Journal of the Royal Society Interface*, 3: 37-43.
- Allen, J.D. & McAlister, J.S. (2007) Testing rates of planktonic versus benthic predation in the field. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 347: 77-87.
- Almeida, M.J. & Queiroga, H. (2003) Physical forcing of onshore transport of crab megalopae in the northern Portuguese upwelling system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57: 1091-1102.
- Alunno-Bruscia, M., Petraitis, P.S., Bourget, E., Fréchette, M. (2000). Body size-density relationship for *Mytilus edulis* in an experimental food-regulated situation. *Oikos*, 90: 28-42.
- Álvarez-Salgado, X.A., Rosón, G., Pérez, F.F. & Pazos, Y. (1993) Hydrographic variability of the Rías Baixas (NW Spain) during the upwelling season. *Journal of Geophysical Research*, 98: 14447-14455.
- Álvarez-Salgado, X.A., Figueiras, F.G., Pérez, F.F., Groom, S., Nogueira, E., Borges, A.V., Chou, L., Castro, C.G., Moncoiffé, G., Ríos, A.F., Miller, A.E.J., Frankignoul, M., Savidge, G. & Wollast, R. (2003) The Portugal coastal counter current off NW Spain: new insights on its biochemical variability. *Progress in Oceanography*, 56:281-321.
- Archambault, P. & Bourget, E. (1999) Influence of shoreline configuration on spatial variation of meroplanktonic larvae, recruitment and diversity of benthic subtidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology*, 238: 161-184.

- Babarro, J.M.F., Fernández Reiriz, M.J. & Labarta, U. (2000a). Growth of seed mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmk): Effects of environmental parameters and seed origin. *Journal of Shellfish Research*, 19: 187-193.
- Babarro, J.M.F., Fernández Reiriz, M.J. & Labarta, U. (2000b). Feeding behaviour of seed mussel *Mytilus galloprovincialis*: Environmental parameters and seed origin. *Journal of Shellfish Research*, 19: 195-201.
- Baker, P. & Mann, R. (2003) Late stage bivalve larvae in a well-mixed estuary are not inert particles. *Estuaries*, 26: 837-845.
- Bakun, A. (1973) Coastal upwelling indices, west coast of North America, 1946-71. NOAA Technical Report NMFS-671. 103 pp.
- Bao, W.Y., Satuito, C.G., Yang, J.L. & Kitamura, H. (2007a). Larval settlement and metamorphosis of the mussel *Mytilus galloprovincialis* in response to biofilms. *Marine Biology*, 150: 565-574.
- Bao, W.Y., Yang, J.L., Satuito, C.G. & Kitamura, H. (2007b) Larval metamorphosis of the mussel *Mytilus galloprovincialis* in response to *Alteromonas* sp. 1: Evidence for two chemical cues? *Marine Biology*, 152: 657-666.
- Barth, J.A., Menge, B.A., Lubchenco, J., Chan, F., Bane, J.M., Kirincich, A.R., McManus, M.A., Nielsen, K.J., Pierce, S.D. & Washburn, L. (2007). Delayed upwelling alters nearshore coastal ocean ecosystem in the northern California current. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104: 3719-3724.
- Bartsch, M.R., Bartsch, L.A. & Gutreuter, S. (2005) Strong effects of predation by fishes on an invasive macroinvertebrate in a large floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society* 24, 168-177.
- Bayne, B.L. (1964) Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca). *The Journal of Animal Ecology*, 33: 513-523.
- Bayne, B.L. (1965). Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia*, 2(1):1-47.
- Becker, B.J., Levin, L.A., Fodrie, F.J. & McMillan, P.A. (2007) Complex larval connectivity patterns among marine invertebrate populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104:3267-3272.
- Bonardelli, J.C., Himmelman, J.H., & Drinkwater, K. (1996) Relation of spawning of the giant scallop, *Placopecten magellanicus*, to temperature fluctuations during downwelling events. *Marine Biology*, 124:637-649.
- Box, G.E.P., Hunter, W. & Hunter, J.S., (1989). *Estadística para investigadores*.

- Introducción al diseño de experimentos, análisis de datos y construcción de modelos. S.A. Reverté, Barcelona.
- Brehmer, P., Gerlotto, F., Guillard, J., Sanguinède, F., Guénnegan, Y. & Buestel, D. (2003) New applications of hydroacoustic methods for monitoring shallow water aquatic ecosystems: the case of mussel culture grounds. *Aquatic Living Resources*, 16: 333-338.
- Breitbart, D.L. (1992) Episodic hypoxia in Chesapeake bay: interacting effects of recruitment, behaviour, and physical disturbance. *Ecological Monographs*, 62:525-546.
- Broitman, B.R., Blanchette, C.A. & Gaines, S.D. (2005) Recruitment of intertidal invertebrates and oceanographic variability at Santa Cruz Island California. *Limnology and Oceanography*, 50:1473-1479.
- Broitman, B.R., Blanchette, C.A., Menge, B.A., Lubchenco, J., Krenz, C., Foley, M., Raimondi, P.T., Lohse, D. & Gaines, S.D. (2008). Spatial and temporal patterns of invertebrate recruitment along the west coast of the United States. *Ecological Monographs*, 78: 403-421.
- Buchanan, S. & Babcock, R. (1997). Primary and secondary settlement by the greenshell mussel *Perna canaliculus*. *Journal of Shellfish Research*, 16: 71-76.
- Cáceres-Martínez, J. & Figueras, A. (1997) Mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck) settlement in the Ría de Vigo (NW Spain) during a tidal cycle. *Journal of Shellfish Research*, 16: 83-85.
- Cáceres-Martínez, J. & Figueras, A. (1998a) Long-term survey on wild and cultured mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) reproductive cycles in the Ría de Vigo (NW Spain). *Aquaculture*, 162:141-156.
- Cáceres-Martínez, J. & Figueras, A. (1998b) Distribution and abundance of mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) larvae and post-larvae in the Ría de Vigo (NW Spain). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 229: 277-287.
- Cáceres-Martínez, J., Robledo, J.A.F. & Figueras, A. (1994) Settlement and post-larvae behaviour of *Mytilus galloprovincialis*: field and laboratory experiments. *Marine Ecology Progress Series*, 112: 107-117.
- Caley, M.J., Carr, M.H., Hixon, M.A., Hughes, T.P., Jones, G.P. & Menge, B.A. (1996) Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 27: 477-500.
- Characklis, W.G. & Cooksey, K.E. (1983). Biofilms and microbial fouling.

- Advances in Applied Microbiology, 29: 93-138.
- Chia, F.S., Auckland-Nicks, J. & Young, C.M. (1984) Locomotion of marine invertebrate larvae: a review. Canadian Journal of Zoology, 62:1205-1222
- Connell, J.H. (1985) The consequences of variation in initial settlement vs post-settlement mortality in rocky intertidal communities. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 93: 11-45.
- Connolly, S.R. & Roughgarden, J. (1999) Theory of marine communities: competition, predation and recruitment-dependent interaction strength. Ecological Monographs, 69: 277-296.
- Cotrim Marques, S., Miranda Azeiteiro, U., Leandro, S. M., Queiroga, H., Lúcia Primo, A., Martinho, F. Viegas, I. & Pardal, M.A. (2008) Predicting zooplankton response to environmental changes in a temperate estuarine ecosystem. Marine Biology, 155: 531-541.
- Cowen, R.K., Lwiza, K.M.M., Sponaugle, S., Paris, C.B. & Olson, D.B. (2000) Connectivity of marine populations: open or closed? Science, 287: 857-859.
- Crimaldi, J.P., Thompson, J.K., Rosman, J.H., Lowe, R.J. & Koseff, J.R. (2002) Hydrodynamics of larval settlement: The influence of turbulent stress events at potential recruitment sites. Limnology and Oceanography, 47:1137-1151.
- Crooks, J.A. (2002) Predators of the invasive mussel *Musculista senhousia* (Mollusca: Mytilidae). Pac. Sci. 56, 49-56.
- Curiel Ramírez, S. & Cáceres-Martínez, J. (1999) Settlement of the blue mussel *Mytilus galloprovincialis* Lamarck on artificial substrates in Bahía de Todos Santos B.C., México. Journal of Shellfish Research, 18: 33-39.
- Cury, P. & Roy, C. (1989) Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 46: 670-680.
- Davies, G. (1974) A method for monitoring the spatfall of mussels (*Mytilus edulis* L.). Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 36: 27-34.
- De Aguirre, M. P. (1975) Biología del mejillón de cultivo de la Ría de Vigo. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid. 281 pp.
- Dempster, T. & Kingsford, M.J. (2003) Homing of pelagic fish to fish aggregation devices (FADs): the role of sensory cues. Marine Ecology Progress Series, 258:213-222.
- Dobretsov, S.V. & Miron, G. (2001) Larval and post-larval vertical distribution

- of the mussel *Mytilus edulis* in the White Sea. Marine Ecology Progress Series, 218:179-187.
- Eckman, J.E., (1987). The role of hydrodynamics in recruitment , growth, and survival of *Argopecten irradians* (L.) and *Anomia simplex* (D'Orbigny) within eelgrass meadows. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 106: 165-191.
- Eckman, J.E. (1996) Closing the larval loop: linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 200: 207-237.
- Eckman, J.E. & Duggins, D.O. (1998) Larval settlement in turbulent pipe flows. Journal of Marine Research, 56: 1285-1312.
- Elkin, C & Marshall, D.J. (2007) Desperate larvae: influence of deferred costs and habitat requirements on habitat selection. Marine Ecology Progress Series, 335:143-153.
- Epifanio, C.E. & Garvine, R.W. (2001) Larval transport on the Atlantic Continental Shelf of North America: a review. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 52: 51-77.
- Eyster, L.S. & Pechenik, J.A. (1987) Attachment of *Mytilus edulis* L. larvae on algal and byssal filaments in enhanced by water agitation. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 114: 99-110.
- Faria, C. & Almada, V.C. (2006) Patterns of spatial distribution and behaviour of fish on a rocky intertidal platform at high tide. Marine Ecology Progress Series, 316: 155-164.
- Farrell, T.M., Bracher, D. & Roughgarden, J. (1991) Cross-shelf transport causes recruitment to intertidal populations in central California. Limnology and Oceanography, 36(2): 279-288.
- Figueiras, F.G., Labarta, U., & Fernández-Reiriz, M.J. (2002) Coastal upwelling, primary production and mussel growth in the Rías Baixas of Galicia. Hydrobiologia, 484: 121-131.
- Filgueira, R., Peteiro, L.G., Labarta, U. & Fernández-Reiriz, M.J. (2007) Assessment of spat collector ropes in Galician mussel farming. Aquacultural Engineering, 38: 1679-1681.
- Filgueira, R., Peteiro, L.G., Labarta, U. & Fernández-Reiriz, M.J. (2008) The self-thinning rule applied to cultured populations in aggregate growth matrices. Journal of Molluscan Studies 74, 415-418.

- Fraga, F. (1996) As Rías En: F. Diaz Fierros (Ed.) As Augas de Galicia. Consello da Cultura Galega. Santiago de Compostela. 215-280 pp.
- Frandsen, R.P. & Dolmer, P. (2002). Effects of substrate type on growth and mortality of blue mussels (*Mytilus edulis*) exposed to the predator *Carcinus maenas*. Marine Biology, 141: 253-262.
- Franks, P.J.S. (1992) Sink or swim: accumulation of biomass at fronts. Marine Ecology Progress Series, 82:1-12.
- Fuentes, J. & Molaes, J. (1994) Settlement of the mussel *Mytilus galloprovincialis* on collectors suspended from rafts in the Ría de Arousa (NW of Spain): annual pattern and spatial variability. Aquaculture, 122: 55-62.
- Fuller, S.C. & Lutz, R.A. (1989) Shell morphology of larval and post-larval mytilids from the North-Western Atlantic. Journal of the Marine Biological Association of the UK, 69: 181-218.
- Gallager, S.M., Manuel, J.L., Manning, D.A. & O'Dor, R. (1996) Ontogenetic changes in the vertical distribution of giant scallop larvae *Placopecten magellanicus*, in 9-m deep mesocosms as a function of light, food, and temperature stratification. Marine Biology, 124: 679-692.
- Gamito, S., Pires, A., Pita, C. & Erzini, K. (2003) Food availability and the feeding ecology of ichthyofauna of a Ria Formosa (South Portugal) water reservoir. Estuaries 26, 938-948.
- Garland, E., & Zimmer, C.A. (2002a) Hourly variations in planktonic larval concentrations on the inner shelf: Emerging patterns and processes. Journal of Marine Research, 60: 311-325.
- Garland, E.D. & Zimmer, C.A. (2002b) Techniques for the identification of bivalve larvae. Marine Ecology Progress Series, 225: 299-310.
- Garland, E.D., Zimmer, C.A. & Lentz, S. (2002) Larval distributions in inner-shelf waters: The roles of wind-driven cross-shelf currents and diel vertical migrations. Limnology and Oceanography, 47: 803-817.
- Genin, A., Jaffe, J.S., Reef, R., Richter, C. & Franks, P.J.S. (2005) Swimming against the flow: a mechanism of zooplankton aggregation. Science, 308: 860-862.
- Gonçalves, J.M.S. & Erzini, K. (2000) The reproductive biology of *Spondyliosoma cantharus* (L.) from the SW Coast of Portugal. Scientia Marina, 64: 403-411.
- Graham, W.M. & Largier, J.L. (1997) Upwelling shadows as nearshore

- retention sites: the example of northern Monterey Bay. *Continental Shelf Research*, 17: 509-532.
- Grimes, C.B. & Kingsford, M. (1996) How do riverine plumes of different sizes influence fish larvae: do they enhance recruitment. *Marine and Freshwater Research*, 47: 191-208.
- Grosberg, R. (1982) Intertidal zonation of barnacles: the influence of planktonic zonation of larvae on vertical distribution of adults. *Ecology*, 63: 894-899.
- Guichard, F. & Bourget, E. (1998) Topographic heterogeneity, hydrodynamics, and benthic community structure: a scale-dependent cascade. *Marine Ecology Progress Series*, 171: 59-70.
- Guichard, F., Halpin, P.M., Allison, G.W., Lubchenco, J. & Menge, B.A. (2003) Mussel disturbance dynamics: signatures of oceanographic forcing from local interactions. *The American Naturalist*, 161: 889-904.
- Guiñez, R. & Castilla, J.C. (1999) A tridimensional self-thinning model for multilayered intertidal mussels. *The American Naturalist* 153, 341-357.
- Guiñez, R. (2005) A review on self-thinning in mussels. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 40: 1-6.
- Guisande, C., Cabanas, J.M., Vergara, A.R. & Riveiro, I. (2001) Effect of climate on recruitment success of Atlantic Iberian sardine *Sardina pilchardus*. *Marine Ecology Progress Series*, 223: 243-250.
- Hansen, D.C., & Waite, J.H., (1991). *Marine metal chelating proteins*. College of Marine Studies, University of Delaware, American Chemical Society, Lewes.
- Harvey, M. & Bourget, E. (1997) Recruitment of marine invertebrates onto arborescent epibenthic structures: active and passive processes acting at different spatial scales. *Marine Ecology Progress Series*, 153:203-215.
- Hayden, B.J., (1995). Factors affecting recruitment of farmed greenshell mussels, *Perna canaliculus* (Gmelin) 1791, in the Marlborough Sounds. Tesis doctoral, University of Otago.168 pp.
- Hendriks, I.E., van Duren, L.A. & Herman, P.M.J. (2006) Turbulence levels in flume compared to the field: Implications for larval settlement studies. *Journal of Sea Research*, 55: 15-29.
- Hill, A.E. (1991) Vertical migration in tidal currents. *Marine Ecology Progress Series*, 75:39-54.
- Hofmann, E.E., Powell, E.N., Bochenek, E.A. & Klinck, J.M. (2004) A modelling study of the influence of environment and food supply on

- survival of *Crassostrea gigas* larvae. ICES Journal of Marine Science, 61: 596-616.
- Hortle, M.E. & Cropp, D.A., (1987). Settlement of the commercial scallop, *Pecten fumatus* (Reeve, 1985), on artificial collectors in Eastern Tasmania. Aquaculture, 66: 79-95.
- Hunt, H.L. & Scheibling, R.E. (1996). Physical and biological factors influencing mussel (*Mytilus trossulus*, *M. edulis*) settlement on a wave-exposure rocky shore. Marine Ecology Progress Series, 142: 135-145.
- Hunt, H.L. & Scheibling, R.E. (1997) Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. Marine Ecology Progress Series, 155: 269-301.
- Hunt, H.L. & Scheibling, R.E. (1998) Spatial and temporal variability of patterns of colonization by mussels (*Mytilus trossulus*, *M. edulis*) on a wave-exposed rocky shore. Marine Ecology Progress Series, 167:155-169.
- Hunt, H.L., & Mullineaux, L.S. (2002) The roles of predation and postlarval transport in recruitment of the soft shell clam (*Mya arenaria*). Limnology and Oceanography, 47: 151-164.
- Jessopp, M.J. & McAllen, R.J. (2008) Go with the flow: tidal import and export of larvae from semi-enclosed bays. Hidrobiología, 606:81-92.
- Johnson, J. & Shanks, A. (2002) Time series of the abundance of the post-larvae of the crabs *Cancer magister* and *Cancer* spp. on the Southern Oregon Coast and their cross-shelf transport. Estuaries, 25(6A):1138-1142.
- Kavouras, J.H. & Maki, J.S. (2003) Effects of biofilms on zebra mussel postveliger attachment to artificial surfaces. Invertebrate Biology, 122:138-151.
- Keough, M.J. & Raimondi, P.T. (1995). Responses of settling invertebrate larvae to bioorganic films: effects of different types of films. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 185: 235-253.
- King, P.A., McGrath, D. & Britton, W. (1990). The use of artificial substrates in monitoring mussel (*Mytilus edulis* L.) settlement on an exposed rocky shore in the west of Ireland. Journal of the Marine Biological Association of the UK, 70: 371-380.
- Kingsford, M.J. (1990) Linear oceanographic features: A focus for research on recruitment processes. Australian Journal of Ecology, 15: 391-401.
- Kingsford, M.J., Leis, J.M., Shanks, A., Lindeman, K.C., Morgan, S.G. & Pineda, J. (2002) Sensory environments, larval abilities and local self-

- recruitment. *Bulletin of Marine Science*, 70: 309-340.
- Kinlan, B.P. & Gaines, S.D. (2003) Propagule dispersal in marine and terrestrial environments: A community perspective. *Ecology*, 84:2007-2020.
- Knights, A.M., Crowe, T.P. & Burnell, G. (2006) Mechanisms of larval transport: vertical distribution of bivalve larvae varies with tidal conditions. *Marine Ecology Progress Series*, 326: 167-174.
- Labarta, U., (2004). El mejillón, un paradigma bioeconómico. En: Labarta, U., Fernández Reiriz, M.J., Pérez Camacho, A., Pérez Corbacho, E. (Eds.), *Bateiros, mar, mejillón. Una perspectiva bioeconómica*. Editorial Galaxia, Vigo, 19-47 pp.
- Labarta, U., Fernández-Reiriz, M.J. & Babarro, J.M.F. (1997) Differences in physiological energetics between intertidal and raft cultivated mussels *Mytilus galloprovincialis*. *Marine Ecology Progress Series*, 152: 167-173.
- Ladah, L.D., Tapia, F.J., Pineda, J. & López, M. (2005) Spatially heterogeneous, synchronous settlement of *Chthamalus* spp. larvae in northern Baja California. *Marine Ecology Progress Series*, 302:177-185.
- Lagos, N.A., Tapia, F.J., Navarrete, S.A. & Castilla, J.C. (2007) Spatial synchrony in the recruitment of intertidal invertebrates along the coast of central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 350: 29-39.
- Lane, D.J.W., Beaumont, A.R. & Hunter, J.R. (1985). Byssus drifting and the drifting threads of young postlarval mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, 84: 301-308.
- Largier, J.L. (1993) Estuarine fronts: How important are they? *Estuaries*, 16: 1-11.
- Lavín, A., Díaz del Río, G. , Cabanas, J.M., & Casas, G. (1991) Afloramiento en el noroeste de la península Ibérica. Índices de afloramiento para el punto 43°N 11° O periodo 1966-1989. *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 91. 40 pp.
- Lekang, O.-I., Stevik, T.K. & Bomo, A.M. (2003) Evaluation of different combined collectors used in longlines for blue mussel farming. *Aquacultural Engineering*, 27: 89-104.
- Leyton, Y.E. & Riquelme, C. E. (2008) Use of specific bacterial-microalgal biofilms for improving the larval settlement of *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) on three types of artificial spat-collecting materials. *Aquaculture*, 276:78-82.
- Lutz, R.A. & Kennish, M.J (1992) Ecology and morphology of larval and early

- postlarval mussels. En: E. Gosling (Ed.), The mussel *Mytilus*: ecology, physiology, genetics and culture. Elsevier Science Publishers, B.V., Amsterdam, 53-86 pp.
- Ma, H. (2005) Spatial and temporal variation in surfclam (*Spisula solidissima*) larval supply and settlement on the New Jersey inner shelf during summer upwelling and downwelling. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62: 41-53.
- Ma, H., Grassle, J.P. & Chant, R.J. (2006) Vertical distribution of bivalve larvae along a cross-shelf transect during summer upwelling and downwelling. *Marine Biology*, 149: 1123-1138
- Mace, A.J. & Morgan, S.G. (2006) Biological and physical coupling in the lee of a small headland: contrasting transport mechanisms for crab larvae in an upwelling region. *Marine Ecology Progress Series*, 324:185-196.
- Mann, R. (1988) Distribution of bivalve larvae at a frontal system in the James River, Virginia. *Marine Ecology Progress Series*, 50: 29-44.
- Marta-Almeida, M., Dubert, J., Peliz, A. & Queiroga, H. (2006) Influence of vertical migration pattern on retention of crab larvae in a seasonal upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, 307: 1-19.
- Mason, J. (1976). Cultivation. En: B. L. Bayne (Ed.). *Marine mussels: their ecology and physiology*. Cambridge University Press, Cambridge UK, 385-410 pp.
- McConnaughey, R.A., Armstrong, D.A., Hickey, B.M. & Gunderson, D.R. (1992) Juvenile Dungeness crab (*Cancer magister*) recruitment variability and oceanic transport during the pelagic larval phase. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 2028-2044.
- McQuaid, C.D. & Phillips, T.E. (2000) Limited wind-driven dispersal of intertidal mussel larvae: in situ evidence from plankton and the spread of the invasive species *Mytilus galloprovincialis* in South Africa. *Marine Ecology Progress Series*, 201: 21-220.
- Menge, B.A. (1991) Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, 146: 69-100.
- Menge, B.A. (1992) Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? *Ecology*, 73:755-763.
- Menge, B.A., Lubchenco, J., Bracken, M.E.S., Chan, F., Foley, M.M., Freidenburg, T.L., Gaines, S.D., Hudson, G., Krenz, C., Leslie, H., Menge,

- D.N.L., Russell, R. & Webster, M.S. (2003). Coastal oceanography sets the peace of rocky intertidal community dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 100: 12229-12234.
- Metaxas, A. (2001) Behaviour in flow: Perspectives on the distribution and dispersion of meroplanktonic larvae in the water column. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 86-98.
- Miller, J.A. & Shanks, A.L. (2004) Ocean-estuary coupling in the Oregon upwelling region: abundance and transport of juvenile fish and of crab megalopae. *Marine Ecology Progress Series*, 271: 267-279.
- Minchinton, T.E. & Scheibling, R.E. (1993) Free space availability and larval substratum selection as determinants of barnacle population structure in a developing rocky intertidal community. *Marine Ecology Progress Series*, 95: 233-244.
- Moreno, C.A. (1995). Macroalgae as a refuge from predation for recruits of the mussel *Choromytilus chorus* (Molina, 1782) in Southern Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 191: 181-193.
- Morrisey, D.J., Cole, R.G., Davey, N.K., Handley, S.J., Bradley, A., Brown, S.N. & Madarasz, A.L. (2006) Abundance and diversity of fish on mussel farms in New Zealand. *Aquaculture*, 252: 277-288.
- Narváez, D.A., Navarrete, S.A., Largier, J. & Vargas, C.A. (2006) Onshore advection of warm water, larval invertebrate settlement, and relaxation of upwelling off central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 309:159-173.
- Navarrete, S.A. & Castilla, J.C. (1990) Barnacle walls as mediators of intertidal mussel recruitment: effects of patch size on the utilization of space. *Marine Ecology Progress Series*, 68:113-119.
- Navarrete, S.A., Wieters, E.A., Broitman, B.R., & Castilla, J.C. (2005) Scales of benthic-pelagic coupling and the intensity of species interactions: From recruitment limitation to top-down control. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102:18046-18051.
- Nishida, A., Ohkawa, K., Ueda, I. & Yamamoto, H. (2003). Green mussel *Perna viridis* L.: attachment behaviour and preparation of antifouling surfaces. *Biomolecular Engineering*, 20: 381-387.
- O'Connor, N.E., Crowe, T.P. & McGrath, D. (2006) Effects of epibiotic algae on the survival, biomass and recruitment of mussels, *Mytilus* L. (Bivalvia: Mollusca). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 328: 265-276.

- O'Connor, M.I., Bruno, J.F., Gaines, S.D., Halpern, B.S., Lester, S., Kinlan, B.P. & Weiss, J.M. (2007) Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104:1266-1271.
- Otero Villar, J. (2006) Ecología del pulpo común (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) en un área de afloramiento costero (Galicia, NE Atlántico). Tesis Doctoral. Universidade de Vigo. 187 pp.
- Otero, J., Álvarez-Salgado, X.A., González, A., Miranda, A., Groom, S.B., Cabanas, J.M., Casas, G., Wheatley, B., & Guerra, A. (2008) Bottom-up control of common octopus *Octopus vulgaris* in the Galician upwelling system, northeast Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 362: 181-192.
- Pan, M., Gallego, A., Hay, S., Ieno, E.N., Pierce, G.J., Zuur, A.F. & Smith, G.M. (2007) Univariate methods to analyse abundance of decapod larvae. En: A.F. Zuur, E.N. Ieno & G.M. Smith (Eds.) *Analysing Ecological Data*. Springer Science, New York, 373-388 pp.
- Pawlik, J.R. (1992) Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review*, 30: 273-335.
- Pearce, C.M. & Scheibling, R.E. (1991) Effect of macroalgal films, and conspecifics on the induction of metamorphosis of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 147:147-162.
- Pearce, C.M., Gallagher, S.M., Manuel, J.L., Manning, D.A., O'Dor, R.K. & Bourget, E. (1996) Settlement of larvae of the giant scallop, *Placopecten magellanicus*, in 9-m deep mesocosms as a function of temperature stratification, depth, food and substratum. *Marine Biology*, 124: 693-706.
- Pearce, C.M., Gallagher, S.M., Manuel, J.L., Manning, D.A., O'Dor, R.K. & Bouget, E. (1998) Effect of thermoclines and turbulence on depth of larval settlement and spat recruitment of the giant scallop *Placopecten magellanicus* in 9,5 m deep laboratory mesocosms. *Marine Ecology Progress Series*, 165: 195-215.
- Pérez-Camacho A., Labarta U. & Beiras R. (1995) Growth of mussels (*Mytilus edulis galloprovincialis*) on cultivation rafts: influence of seed source, cultivation site and phytoplankton availability. *Aquaculture*, 138, 349-362.

- Pérez Camacho A. & Labarta U. (2004) Rendimientos y producción del mejillón: bases biológicas para la innovación. En: U. Labarta, M.J. Fernández Reiriz, A. Pérez Camacho & E. Pérez Corbacho (Eds.). Bateiros, mar, mejillón. Una perspectiva bioeconómica. Editorial Galaxia, Vigo, 97-125 pp.
- Pérez-Corbacho, E. & Labarta, U. (2004) Las tecnologías del cultivo. En: Bateiros, mar, mejillón. Una perspectiva bioeconómica U. Labarta, M.J. Fernández Reiriz, A. Pérez Camacho & E. Pérez Corbacho(Eds.), Editorial Galaxia, Vigo, 19-47 pp.
- Pernet, F., Tremblay, R. & Bourget, E. (2003) Settlement success, spatial pattern and behaviour of mussel larvae *Mytilus* spp. in experimental “downwelling” systems of varying velocity and turbulence. Marine Ecology Progress Series, 260:125-140.
- Perodou, J.-B. & Nedelec, D. (1980). Bilan d’exploitation du stock de dorade grise. Bulletin de l’institut des Pêches Maritimes, 308: 1-7.
- Peteiro, L.G., Filgueira, R., Labarta, U. & Fernández-Reiriz, M.J. (2007) Settlement and recruitment patterns of *Mytilus galloprovincialis* L. in the Ría de Ares-Betanzos (NW Spain) in the years 2004/2005. Aquaculture Research, 38: 957-964.
- Phillips, N. (2002). Effects of nutrition-mediated larval condition on juvenile performance in a marine mussel. Ecology, 83: 2562-2574.
- Phillips, N. (2004). Variable timing of larval food has consequences for early juvenile performance in a marine mussel. Ecology, 85: 2341-2346.
- Piedracoba, S., Peteiro, L.G., Filgueira, R., Álvarez-Salgado, X.A., Rosón, G., Fernández-Reiriz, M.J. & Labarta, U. (2008) Subtidal and tidal circulation in the Ría de Ares-Betanzos (iberian upwelling system). Eastern boundary upwelling ecosystems: integrative and comparative approaches-Abstracts book: 165-166.
- Pineda, J. (1994a) Internal tidal bores in the nearshore: warm-water fronts, seaward gravity currents and the onshore transport of neustonic larvae. Journal of Marine Research, 52: 427-458.
- Pineda, J. (1994b) Spatial and temporal patterns in barnacle settlement rate along a southern California rocky shore. Marine Ecology Progress Series, 107: 125-138.
- Pineda, J. (1999) Circulation and larval distribution in internal tide bore warm fronts. Limnology and Oceanography, 44:1400-1414.

- Pineda, J. (2000) Linking larval settlement to larval transport: assumptions, potentials and pitfalls. En: L. Fäber-Lorda (Ed.) Oceanography of the Eastern Pacific, vol 1 CICESE, Ensenada, 84-105pp.
- Pineda, J. & Caswell, H. (1997) Dependence of settlement rate on suitable substrate area. *Marine Biology*, 129: 541-548.
- Pineda, J. & López, M. (2002) Temperature, stratification and barnacle larval settlement in two Californian sites. *Continental shelf Research*, 22: 1183-1198.
- Pineda, J., Starczak, V. & Stueckle, T.A. (2006) Timing of successful settlement: demonstration of a recruitment window in the barnacle *Semibalanus balanoides*. *Marine Ecology Progress Series*, 320: 233-237.
- Pineda, J., Reyns, N.B. & Starczak, V.R. (2009) Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Population Ecology*, 51:17-32.
- Pita, C., Gamito, S. & Erzini, K. (2002). Feeding habits of the gilthead seabream (*Sparus aurata*) from the Ría Formosa (southern Portugal) as compared to the black seabream (*Spondyliosoma cantharus*) and the annular seabream (*Diplodus annularis*). *Journal of Applied Ichthyology*, 18: 81-86.
- Porri, F., McQuaid, C.D. & Radloff, S. (2006a) Spatio-temporal variability of larval abundance and settlement of *Perna perna*: differential delivery of mussels. *Marine Ecology Progress Series*, 315: 141-150.
- Porri, F., McQuaid, C.D. & Radloff, S. (2006b) Temporal scales of variation in settlement and recruitment of the mussel *Perna perna* (Linnaeus, 1758). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 332: 178-187.
- Poulin, E., Palma, A.T., Leiva, G., Narvaez, D., Pacheco, R., Navarrete, S.A. & Castilla, J.C. (2002) Avoiding offshore transport of competent larvae during upwelling events: The case of the gastropod *Concholepas concholepas* in Central Chile. *Limnology and Oceanography*, 47:1248-1255.
- PROINSA (2005) Patrones de asentamiento y reclutamiento de *Mytilus galloprovincialis* en la Ría de Ares-Betanzos. Informe técnico. 15 pp.
- Pulfrich A. (1996). Attachment and settlement of post-larval mussel (*Mytilus edulis* L.) in the Schleswig-Holstein Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 36, 239-250.
- Pyper, J. & Peterman, R.M. (1988) Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data. *Canadian Journal of fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 2127-2140.

- Queiroga, H. & Blanton, J. (2005) Interactions between behaviour and physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae. *Advances in Marine Biology*, 47:107-214.
- Queiroga, H., Almeida, M.J., Alpuim, T., Flores, A.A.V., Francisco, S., González-Gordillo, I., Miranda, A.I., Silva, I. & Paula, J. (2006) Tide and wind control of megalopal supply to estuarine crab populations on the Portuguese west coast. *Marine Ecology Progress Series*, 307:21-26.
- Queiroga, H., Cruz, T., dos Santos, A., Dubert, J., González-Gordillo, J.I., Paula, J., Peliz, A., & Santos, A.M.P. (2007) Oceanographic and behavioural processes affecting invertebrate larval dispersal and supply in the western Iberia upwelling ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 74: 174-191.
- Raby, D., Lagadeuc, Y., Dodson, J.J. & Mingelbier, M. (1994) Relationship between feeding and vertical distribution of bivalve larvae in stratified and mixed waters. *Marine Ecology Progress Series*, 103:275-284.
- Rahim, S.A.K.A. & Kitamura J.Y.L.H. (2004). Larval metamorphosis of the sea urchins, *Pseudocentrotus depressus* and *Anthocardaris crassispina* in response to microbial films. *Marine Biology*, 144: 71-78.
- Rawlinson, K.A., Davenport, J., & Barnes, D.K.A., (2004) Vertical migration strategies with respect to advection and stratification in a semi-enclosed lough: a comparison of mero- and holozooplankton. *Marine Biology*, 144: 935-946.
- Rawlinson, K.A., Davenport, J. & Barnes, D.K.A. (2005) Tidal exchange of zooplankton between Lough Hyne and the adjacent coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62: 205-215.
- Reeder, B.C. & Binion, B.M. (2001) Comparison of methods to assess water column primary production in wetlands. *Ecological Engineering*, 17: 445-449.
- Reina-Hervás, J.A. & Serrano, P., (1987). Structural and seasonal variations of inshore fish populations in Málaga Bay, Southeastern Spain. *Marine Biology*, 95: 501-508.
- Relvas, P., Barton, E.D., Dubert, J., Oliveira, P.B., Peliz, A., da Silva, J.C.B. & Santos, A.M.P. (2007) Physical oceanography of the western Ibéria ecosystem: Latest views and challenges. *Progress in Oceanography*, 74: 149-173.
- Rico-Villa, B., Pouvreau, S. & Robert, R. (2009) Influence of food density and temperature on ingestion growth and settlement of Pacific oyster larvae,

- Crassostrea gigas*. Aquaculture, 287:395:401.
- Rilov, G. & Schiel, D.R. (2006a) Seascape-dependent subtidal-intertidal trophic linkages. Ecology, 83: 731-744.
- Rilov, G. & Schiel, D.R. (2006b) Trophic linkages across seascapes: subtidal predators limit effective mussel recruitment in rocky intertidal communities. Marine Ecology Progress Series, 327: 83-93.
- Robles, C. & Robb, J. (1993). Varied carnivore effects and the prevalence of intertidal algal turfs. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 166: 65-91.
- Roegner, G.C. (2000) Transport of molluscan larvae through a shallow estuary. Journal of Plankton Research, 22:1779-1800.
- Roegner, G.C., Armstrong, D.A. & Shanks, A.L. (2007) Wind and tidal influences on larval crab recruitment to an Oregon estuary. Marine Ecology Progress Series, 351:177-188.
- Román, G., Campos, M.J., & Acosta, C.P. (1996) Relationships among environment, spawning and settlement of Queen scallop in the Ría de Arousa (Galicia, NW Spain). Aquaculture Internacional, 4: 225-236.
- Roughgarden, J., Gaines, S. & Possingham, H. (1988) Recruitment dynamics in complex life cycles. Science, 241:1460-1466.
- Roughgarden, J., Pennington, J.T., Stoner, D., Alexander, S. & Miller, K. (1991) Collisions of upwelling fronts with the intertidal zone, the cause of recruitment pulses in the barnacle populations of central California. Acta Oecologica, 12: 35-51.
- Roughgarden, J., Pennington, T. & Alexander, S. (1994) Dynamics of the rocky intertidal zone with remarks on generalization in ecology. Philosophical Transactions. Royal Society of London, 343(1303):79-85.
- Ryther, J.H. (1956) The measurement of primary production. Limnology and Oceanography, 1: 72-84.
- Sameoto, J.A. & Metaxas, A. (2008) Interactive effects of haloclines and food patches on the vertical distribution of 3 species of temperate invertebrate larvae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 367:131-141.
- Sánchez-Mata, A., Glémarec, M. & Mora, J. (1999) Physico-chemical structure of the benthic environment of a Galicia Ría (Ría de Ares-Betanzos, north-west Spain). Journal of the Marine Biological Association of the U.K., 79: 1-21.
- Satuito C.G., Natoyama K., Yamazaki, M. & Fusetani, N. (1995). Induction of

- attachment and metamorphosis of laboratory cultured mussels *Mytilus edulis galloprovincialis* larvae by microbial film. Fisheries Science 61, 223-227.
- Satuito, C.G., Shimizu, K. & Fusetani, N. (1997) Studies on the factors influencing larval settlement in *Balanus Amphitrite* and *Mytilus galloprovincialis*. Hydrobiologia, 358: 275-280.
- Saunders, M. & Metaxas, A. (2007) Temperature explains settlement patterns of the introduced bryozoan *Membranipora membranacea* in Nova Scotia, Canada. Marine Ecology Progress Series, 344: 95-106.
- Schiel D.R. (2004) The structure and replenishment of rocky shore intertidal communities and biogeographic comparisons. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 300, 309-342.
- Seed, R. & Suchanek, T.H. (1992) Population and community ecology of *Mytilus*. En: E. Gosling (Ed.) The Mussel *Mytilus*: Ecology, Physiology, Genetics and Culture, Elsevier, Amsterdam, 87-157 pp.
- Shanks, A.L. (1986) Tidal periodicity in the daily settlement of intertidal barnacle larvae and an hypothesized mechanism for the cross-shelf transport of cyprids. Biological Bulletin, 170:429-440.
- Shanks, A.L. (2006) Mechanisms of cross-shelf transport of crab megalopae inferred from a time series of daily abundance. Marine Biology, 148:1383-1398.
- Shanks, A.L. & Wright, W.G. (1986). Adding teeth to wave action: the destructive effects of wave-borne rocks on intertidal organisms. Oecologia 69, 420-428.
- Shanks, A.L., Largier, J. & Brink, L. (2000) Demonstration of the onshore transport of larval invertebrates by the shoreward movement of an upwelling front. Limnology and Oceanography, 45: 230-236.
- Shanks, A., McCulloch, A. & Miller, J. (2003) Topographically generated fronts, very nearshore oceanography and the distribution of larval invertebrates and holoplankters. Journal of Plankton Research, 25: 1251-1277.
- Shanks, A.L., & Brink, L. (2005) Upwelling, downwelling, and cross-shelf transport of bivalve larvae: test of a hypothesis. Marine Ecology Progress Series, 302:1-12.
- Shanks, A.L. & Eckert, G.L. (2005) Population persistence of California Current fishes and benthic crustaceans: a marine drift paradox. Ecological

- Monographs, 75: 505-524.
- Sikkink, P.G., Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Smith, G.M. (2007) Monitoring for change: Using generalised least squares, non-metric multidimensional scaling, and the Mantel test on western Montana grasslands. En: A.F. Zuur, E.N. Ieno & G.M. Smith (Eds.) *Analysing Ecological Data*. Springer Science, New York, 464-484 pp.
- Smith, J.R., Fong, P. & Ambrose, R.F. (2009) Spatial patterns in recruitment of the mussel *Mytilus californianus* (Conrad) in southern California, USA, two regions with differing oceanographic conditions. *Journal of Sea Research*, 61:165-173.
- Snodden, L.M. & Roberts, D. (1997) Reproductive patterns and tidal effects on spat settlement of *Mytilus edulis* populations in Dundrum Bay, Northern Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 77:229-243.
- Sponaugle, S., Cowen, R.K., Shanks, A., Morgan, S.G., Leis, J.M., Pineda, J., Boehlert, W., Kingsford, M.J., Lindeman, K.C., Grimes, C. & Munro, J.L. (2002) Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bulletin of Marine Science*, 70:341-375.
- Starr, M., Himmelman, J.H. & Theriault, J.C. (1990) Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms. *Science*, 147:1071-1074.
- Strahler, A.N. (1963) *Physical geography*. John Wiley and Sons, New York, 534 pp.
- Suárez, M.P., Alvarez, C., Molist, P. & San Juan, F. (2005) Particular aspects of gonadal cycle and seasonal distribution of gametogenic stages of *Mytilus galloprovincialis* in the estuary of Vigo. *Journal of Shellfish Research*, 24:531-540.
- Tamburri, M.N., Finelli, C., Wethey, D.S. & Zimmer-Faust, R.K. (1996) Chemical induction of larval settlement. Behaviour in flow. *Biological Bulletin*, 191:367-373.
- Tapia, F.J. & Pineda, J. (2007) Stage-specific distribution of barnacle larvae in nearshore waters: potential for limited dispersal and high mortality rates. *Marine Ecology Progress Series*, 342:177-190.
- Taylor, J.J., Southgate, P.C. & Rose, R. A. (1998) Assessment of artificial substrates for collection of hatchery-reared silver-lip pearl oyster (*Pinctada maxima*, Jameson) spat. *Aquaculture*, 161:219-230.
- Todd, C.D. & Keough, M.J. (1994). Larval settlement in hard substratum

- epifaunal assemblages: a manipulative field study of the effects of substratum filming and the presence of incumbents. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 181: 159-187.
- Toonen, R.J. & Tyre, A.J. (2007) If larvae were smart: a simple model for optimal settlement behaviour of competent larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 349:43-61.
- Tremblay, M.J. & Sinclair, M. (1990a) Sea scallop larvae *Placopecten magellanicus* on Georges Bank: vertical distribution in relation to water column stratification and food. *Marine Ecology Progress Series*, 61: 1-15.
- Tremblay, M.J. & Sinclair, M. (1990b) Diel vertical migration of sea scallop larvae *Placopecten magellanicus* in a shallow embayment. *Marine Ecology Progress Series*, 67: 19-25.
- Tumanda Jr. M.I., Yap H.T., McManus L.T., Ingles J.A. & López M.G. (1997) Growth, mortality and recruitment pattern of the brown mussel, *Modiolus metcalfei* (Bivalvia: Mytilacea), in Panguil Bay, Southern Philippines. *Aquaculture* 154, 233-245.
- Varela, R.A., Rosón, G., Herrera, J.L., Torres-López, S. & Fernández-Romero, A. (2005) A general view of the hydrographic and dynamical patterns of the Rías Baixas adjacent sea area. *Journal of Marine Systems*, 54:97-113.
- Vargas, C.A., Narváez, D.A., Piñones, M.A., Venegas, R. & Navarrete, S.A. (2004) Internal tidal bore warm fronts and settlement of invertebrates in central Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61:603-612.
- Veiga, P., Vieira, L., Bexiga, C., Sá, R. & Erzini, K. (2006). Structure and temporal variations of fish assemblages of the Castro Marim salt marsh, southern Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 70: 27-38.
- Villalba, A. (1995) Gametogenic cycle of cultured mussel, *Mytilus galloprovincialis*, in the bays of Galicia (N.W. Spain). *Aquaculture*, 130: 269-277.
- Von der Meden, C.E.O., Porri, F., Erlandsson, J. & McQuaid, C.D. (2008) Coastline topography affects the distribution of indigenous and invasive mussels. *Marine Ecology Progress Series*, 372:135-145.
- Walter, U. & Liebezeit, G. (2003). Efficiency of blue mussel (*Mytilus edulis*) spat collectors in highly dynamic tidal environments of the Lower Saxonian coast (southern North Sea). *Biomolecular Engineering*, 20: 407-411.
- Walters, L.J. & Wetthey, D.S. (1996) Settlement and early post-settlement survival of sessile marine invertebrates on topographically complex

- surfaces: the importance of refuge dimensions and adult morphology. Marine Ecology Progress Series, 137: 161-171.
- Westoby, M. (1984). The self-thinning rule. Advances in Ecological Research, 14: 167-225.
- Widdows, J. (1991) Physiological ecology of mussel larvae. Aquaculture, 94: 147-163.
- Wieczorek, S.K., Clare, A.S. & Todd, C.D. (1995) Inhibitory and facilitatory effects of microbial films on settlement of *Balanus Amphitrite Amphitrite* larvae. Marine Ecology Progress Series, 119: 221-228.
- Wieczorek, S.K. & Todd, C.D. (1997) Inhibition and facilitation of bryozoan and ascidian settlement by natural multi-species biofilms: effects of film age and the role of active and passive larval attachment. Marine Biology, 128: 463-473.
- Wing, S.R., Largier, J.L., Botsford, L.W. & Quinn, J.F. (1995a) Settlement and transport of benthic invertebrates in an intermittent upwelling region. Limnology and Oceanography, 40: 316-329.
- Wing, S.R., Botsford, L.W., Largier, J.L. & Morgan, L.E. (1995b) Spatial structure of relaxation events and crab settlement in the northern California upwelling system. Marine Ecology Progress Series, 128:199-211.
- Wing, S.R., Botsford, L.W., Ralston, S.V. & Largier, J.L. (1998) Meroplanktonic distribution and circulation in a coastal retention zone of the northern California upwelling system. Limnology and Oceanography, 43: 1710-1721.
- Wooster, W.S., Bakun, A. & McLain, D.R. (1976) The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic. Journal of Marine Research, 34:131-141.
- Xie, L. & Eggleston, D.B. (1999) Computer simulations of wind-induced estuarine circulation patterns and estuary-shelf exchange processes: The potential role of wind forcing on larval transport. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 49: 221-234.
- Yang, J.L., Satuito, C.G., Bao, W.Y. & Kitamura, H. (2007) Larval settlement and metamorphosis of the mussel *Mytilus galloprovincialis* on different macroalgae. Marine Biology, 152: 1121-1132.
- Zuur, A.F., Ieno, E.I., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009). Mixed effects models and extensions in Ecology with R. Springer Science. New York, 574pp.